R 3935

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 4
Décembre 1995

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

2 2 MARS 1996

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

Pr 3835

Revue Trimestrielle
Tome 26 – Fascicule 4
Décembre 1995

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041571 0
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (4) 1995 : 195-213

TYPOLOGIE FORESTIÈRE DES PINÈDES À CROCHETS DU BRIANÇONNAIS ET INTÉRÊT DENDROÉCOLOGIQUE*

Christian ROLLAND, Gérard CADEL, Jeanne SCHUELLER

Centre de Biologie Alpine, BP 53, F-38041 Grenoble Cedex 9 (France).

SUMMARY
(original scientific paper)

HOW HERBACEOUS PLANTS MAY BE USED IN TREE-RING ANALYSIS OF MOUNTAIN PINE FORESTS IN THE BRIANÇONNAIS.
One hundred mountain pine forests are studied in various conditions of soil, altitude and exposure in the Briançonnais and the Queyras, located in the french internal Alps. Thus, seven groups of forests with homogeneous vegetation are described with characteristical species. The influences of the humidity, thermal contrast and soils are underlined, and tree-height is used to compare the growth of these forests.
Then a dendroecological analysis is carried out on 15 sites chosen in different conditions. Results show how plant analysis may be used for dendroecological studies.

KEY WORDS : Ring-width - Mountain pine - Growth - Herbaceous plants - Factor Analysis.

RÉSUMÉ
(travail original)

Une typologie forestière des pinèdes à crochets basée sur l'analyse factorielle de 100 relevés de végétation est réalisée dans des conditions de substrat et de topographie variées dans le Briançonnais et le Queyras, situés dans les Alpes internes françaises sèches. Sept groupes principaux de pinèdes sont ainsi mis en évidence et caractérisés à partir d'espèces indicatrices. Le rôle des facteurs stationnels est souligné, en particulier l'effet prépondérant de l'humidité atmosphérique ainsi que celui du contraste thermique, accentués par le type de substrat et d'humus. Les potentialités forestières de ces groupements sont comparées d'après les hauteurs dominantes des peuplements.
Cette typologie sert ensuite de base à une analyse dendroécologique de 15 stations choisies dans des situations écologiques différentes. Ceci permet de montrer l'intérêt de critères floristiques pour une étude dendroécologique.

MOTS CLÉS : Dendroécologie - Pin à crochets - Croissance - Végétation herbacée - Typologie.

INTRODUCTION
OBJECTIFS ET DÉMARCHE

La plupart des études classiques de dendroécologie ne mentionnent aucun détail concernant la végétation propre aux stations étudiées, comme si ce critère éventuel de choix des sites n'était pas pertinent.

En effet, les conditions au niveau du sol qui conditionnent la répartition des espèces herbacées ne sont *a priori* pas les mêmes que celles qui agissent sur les fluctuations de la croissance radiale des troncs auxquelles s'intéressent les dendrologues, par exemple pour analyser la réponse des arbres au climat. Les arbres sont en effet enracinés beaucoup plus profondément que les plantes herbacées ; de plus, leurs houppiers sont soumis à un microclimat sensiblement différent de celui régnant au niveau du sol.

Il semblerait pourtant qu'une typologie de la végétation puisse être un préalable fort utile pour mieux choisir des stations représentatives en dendroécologie. Nous chercherons ici à tester la validité de cette hypothèse.

Cette étude à la fois phyto- et dendroécologique, présente donc un double objectif :

- Réaliser une TYPOLOGIE DES PINEDES À CROCHETS de la région briançonnaise, basée sur l'analyse statistique de nombreux relevés de végétation.

- Examiner ensuite dans quelle mesure une telle analyse phytoécologique pourrait servir de GUIDE POUR LE CHOIX DE STATIONS DANS UNE ÉTUDE DENDROÉCOLOGIQUE.

* Manuscrit reçu le 26 mai 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 2 janvier 1996

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

C'est pourquoi la démarche que nous avons suivie se déroule en deux temps :

• Dans un premier temps, une analyse factorielle de la végétation nous permet d'établir une typologie forestière des pinèdes à crochets de la région étudiée.

• Ensuite, plusieurs pinèdes sont choisies dans les principaux groupements ainsi obtenus, afin d'être caractérisées par des chronologies de cernes de croissance. Ces données dendroécologiques sont à leur tour traitées par analyse factorielle afin de répondre principalement à deux questions :

– Quel degré de similitude dendroécologique présentent des pinèdes appartenant au même groupe phytosociologique ?

– Les facteurs stationnels expliquant la répartition des plantes herbacées sont-ils analogues à ceux liés aux différents types de variations des cernes ?

SITES ET MÉTHODES

LA RÉGION D'ÉTUDE

Le Briançonnais, situé dans les Alpes françaises, a été choisi comme zone d'étude, car il présente une bonne homogénéité "due à ses caractères climatiques extrêmes de sécheresse et de lumière, typiques des Alpes internes" (CADEL & GILOT, 1963). Ainsi, à 1324 m d'altitude, Briançon enregistre en moyenne seulement 714 mm/an de précipitations (dont 40 mm en juillet), 2362 heures d'insolation, et d'une température moyenne de 7,4°C.

Le pin à crochets y constitue une essence forestière essentielle. Il descend en effet jusqu'à 1360 mètres en ubac, et monte jusqu'à 2300 m, certains arbres isolés atteignant même 2500 m en adret (CADEL & GILOT, 1963).

Cette essence présente en outre l'intérêt d'avoir déjà suscité de multiples études, tant sur le plan écologique (PUIG, 1982), biochimique (CANTEGREL, 1983, 1987) ; taxonomique (SANDOZ, 1983), ou encore dendroécologique (CREUS & PUIGDEFABREGAS, 1976 ; GENOVA FERNANDEZ, 1987 ; RUIZ-FLAÑO, 1988 ; GUTIÉRREZ,1991 ; SCHUELLER & ROLLAND, 1994)...

RELEVÉS FLORISTIQUES

Les relevés floristiques ont été effectués dans 100 sites aux conditions écologiques les plus variées possibles. Chaque relevé comporte les caractéristiques du site (altitude, pente, exposition, substrat), le taux de recouvrement de chacune des strates, et la hauteur dominante du peuplement. Les espèces végétales ont été codées en abondance-dominance selon la méthode de BRAUN-BLANQUET. On utilise ici la nomenclature de *Flora Europaea* (TUTIN *et al.*, 1980 ; RAMEAU *et al.*, 1993) et l'index synonymique de la flore de France (KERGUÉLEN, 1993), les noms des espèces étant abrégés sur certaines figures (Ex : *Pinus uncinata* —> *Pin unc*).

Quatre strates de végétation sont distinguées :

Strate	Arborescente	Arbustive 2 à 5 m	Arbustive < 2 m	Herbacée
Code	*	/	+	

Les principales espèces de mousses et de lichens sont également notées. Ce travail a été effectué par F. ACKERMANN (*in* ACKERMANN, 1989) pour 15 sites et G. CADEL dans 85 sites.

ANALYSE FACTORIELLE DES RELEVÉS DE VÉGÉTATION

Après saisie informatique sur PC, les données floristiques sont traitées de manière classique par analyse factorielle des correspondances (AFC) (BOUROCHE et SAPORTA, 1980) (CIBOIS, 1983), en utilisant un codage en abondance et en conservant toutes les espèces observées. Nous avons également testé une AFC avec un codage en présence/absence, ou encore en éliminant les espèces peu fréquentes : ceci conduit à des résultats très similaires, du moins pour les premiers axes des analyses.

Abondance (%)	< 1	1 à 5	5 à 10	10 à 25	25 à 50	50 à 75	75 à 100
Codage	0,25	0,5	1	2	3	4	5

Enfin, un tableau de synthèse présente une liste alphabétique des espèces principales (présentes au moins deux fois), avec pour chacune d'elles le nom complet et abrégé et son PROFIL ÉCOLOGIQUE, c'est-à-dire le pourcentage de présence dans chacun des groupes obtenus lors de l'analyse factorielle qui précède. Ce pourcentage est simplement le rapport du nombre de fois où la plante est observée dans les sites appartenant à un groupe donné, divisé par le nombre total d'observations de cette espèce (x 100).

CHOIX DES PINÈDES ÉTUDIÉES DENDROÉCOLOGIQUEMENT

Compte tenu des résultats de l'analyse phytoécologique, 15 pinèdes à crochets sont retenues pour l'analyse dendroécologique. Elles diffèrent par l'altitude, la roche-mère et l'exposition. La croissance radiale des arbres a déjà fait l'objet d'une étude approfondie (SCHUELLER & ROLLAND, 1994). Le tableau I indique les caractéristiques

Source : MNHN

des stations ainsi que les hauteurs dominantes moyennes de chaque peuplement.

TABLEAU I.– Caractérisation des 15 pinèdes étudiées dendroécologiquement, selon le type de sol, l'altitude et l'exposition.
Altitude, kind of soil and exposure of the 15 mountain pine forests where cores were taken.

		Étage de végétation	
Substrat	**Exposition**	**Montagnard** 1390 à 1580 m	**Subalpin** 1860 à 2080 m
Calcaire	Adret	Alberts 9,6 m Bauches 13,2 m	Infernet$_1$ 16,3 m Croix de Toulouse 16,5 m Infernet$_2$ 15,6 m
Calcaire	Ubac	Maratra 12,5 m Plampinet 14,1 m	Blétonnet 19,1 m Péméant 20,7 m
Silice	Adret		Granon$_1$ 13,1 m Granon$_2$ 11,9 m Jalavez$_1$ 15,1 m Jalavez$_2$ 14,1 m
Silice	Ubac		Eusselières$_1$ 12,4 m Eusselières$_2$ 13,6 m

TRAITEMENT DES CERNES DE CROISSANCE

Une carotte par arbre est prélevée à 1,30 m du sol à la tarière de Pressler sur 18 arbres dominants dans chacune des 15 stations, soit 270 pins au total. Les largeurs des cernes sont mesurées en centièmes de millimètres à l'aide d'une loupe binoculaire (Wild M5, x 8 à x 50) associée à une chaîne de mesure informatisée. Ces données sont interdatées par confrontation visuelle des séquences de cernes sur écran d'ordinateur pour contrôler la présence de faux cernes ou de cernes manquants (ROLLAND, 1993). On transforme ensuite les largeurs brutes (C_i) en indices de croissance (I_i) au moyen de moyennes mobiles centrées, selon la relation :

$$I_i = \frac{C_i}{T_i} * 100\ \%$$

où C_i représente la largeur du cerne formé pendant l'année i, et

$$T_i = \frac{C_{i-3} + 2*C_{i-2} + 3*C_{i-1} + 4*C_i + 3*C_{i+1} + 2*C_{i+2} + C_{i+3}}{16}$$

Une telle transformation en indices est nécessaire en dendroclimatologie afin d'éliminer la tendance (T_i) décroissante des cernes en fonction de leur âge de formation.

En calculant la moyenne de tous les cernes formés durant la même année, on obtient en définitive une chronologie maîtresse par site.

Ces 15 chronologies d'indices sont également analysées par AFC, sur la période 1850-1988 (139 ans).

RÉSULTATS ET DISCUSSION

CARACTÉRISATION DE L'ÉCHANTILLONNAGE

La matrice des relevés floristiques comporte 100 relevés (réalisés sur plusieurs années) et 359 espèces (quelques espèces ligneuses présentes dans plusieurs strates pouvant être comptées plusieurs fois), avec un total de 4026 contacts en présence-absence, le cumul des coefficients d'abondance atteignant 3804.

• Les altitudes des stations s'échelonnent ici de 1390 mètres à 2270 m (en moyenne 1870 m), ce qui témoigne de la large amplitude altitudinale de cette essence (880 m, soit environ 4.8 °C).

• Les pentes des sites varient ici de 5° à 40° (19° en moyenne).

• Toutes les expositions sont représenrées même les adrets montagnards les plus xériques, étant donné la capacité du pin à crochets à "souffrir sans mourir" (Gaussen).

• Enfin, les substrats des pinèdes sont très variables : cônes de déjection torrentiels, éboulis calcaires consolidés, calcaires triasiques, cargneules, calcschistes, entonnoirs de dissolution sur gypse, grès houiller, grès permien et quartzites. Ceci confirme l'indifférence de *Pinus uncinata* vis-à-vis de la chimie du sol (CADEL, 1980), puisque pratiquement tous les substrats de la région sont représentés. On remarquera toutefois l'absence du pin à crochets sur schistes lustrés, comme en Maurienne (BARTOLI, 1966).

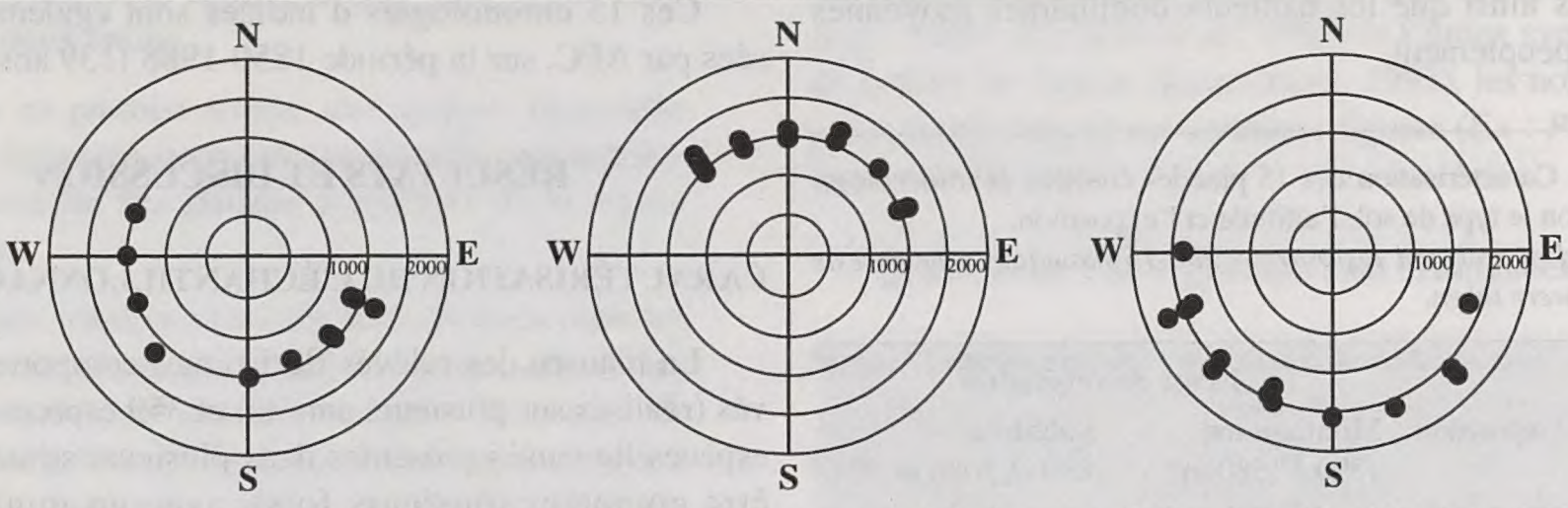
La forte variabilité des conditions stationnelles se retrouve dans les hauteurs dominantes des peuplements, qui s'étagent entre 6 et 22 m (en moyenne 13,9 mètres).

TYPOLOGIE FORESTIÈRE DES PINÈDES

La répartition des sites échantillonnés selon les deux axes principaux de l'analyse factorielle des relevés de végétation permet d'identifier **7 groupes de pinèdes** bien individualisés : 2 dans l'étage montagnard et 5 dans le subalpin.

La bonne homogénéité de ces 7 groupes de pinèdes du point de vue des conditions stationnelles peut être vérifiée à partir des diagrammes combinant altitude et exposition (FIG. 1), réalisés selon la méthode d'ELLENBERG (ELLENBERG & KLÖTZLI, 1972). Sur ces diagrammes, la distance au centre des cercles concentriques représente l'altitude des sites et l'orientation caractérise l'exposition des versants.

Source : MNHN



A) Montagnard Xérophile Calcaire

B) Montagnard Mésophile Calcaire

C) Subalpin Xérophile Calcaire

D) Subalpin Mésophile Calcaire

E) Subalpin Mésophile Calcaire avec *Rhododendron ferrugineum*

F) Subalpin Xérophile Silice

G) Subalpin Mésophile Silice

FIG. 1.– Diagrammes de répartition selon l'altitude et l'exposition des 100 pinèdes à crochets étudiées, réparties en 7 groupes phytosociologiques. Chaque cercle représente une tranche de 500 m d'altitude, les expositions variant sur 360 degrés.

Altitude and exposure of all sampled mountain pine forests divided in 7 groups (each circle represents 500 m of altitude).

Examinons plus en détail les facteurs écologiques mis en évidence par l'analyse factorielle de la végétation, dont les 2 premiers axes expliquent 7,6 % et 6,3 % de la variance.

Interprétation de l'axe 1

Le plan factoriel 1-2 présente un léger effet Gutmann (disposition parabolique du nuage de points), ce qui témoigne de l'existence d'une relation non linéaire entre les facteurs explicatifs de ces deux axes principaux (FIG. 2). La répartition des pinèdes selon le premier axe factoriel permet d'opposer à ses deux extrémités le MONTAGNARD XÉROPHILE CALCAIRE (A) et le SUBALPIN MÉSOPHILE SUR SILICE (G). L'axe 1 caractérise donc un **gradient d'humidité climatique** et édaphique dans une moindre mesure.

• Les pires conditions se trouvent rassemblées sur sol CALCAIRE EN ADRET MONTAGNARD (A), où la forte transpiration des arbres est aggravée par la médiocrité de rétention en eau du substrat calcaire. De telles pinèdes à crochets sont relativement rares, et à **déterminisme édaphique** (Alberts, Bauches). Ceci correspond également aux pinèdes à crochets de Maurienne les plus sèches (*Ononido Pinetum-uncinatae*) (BARTOLI, 1966). La projection des plantes sur les mêmes axes factoriels (FIG. 3) permet de caractériser floristiquement ces forêts, avec *Helianthemum apenninum*, *Lavandula angustifolia*, *Daphne cneorum, Carex alba*, *Teucrium montanum*, ou encore *Globularia cordifolia.*

• Le cas opposé est celui des pinèdes SUBALPINES D'UBAC SUR SILICE (G). Elles représentent dans la région

Source : MNHN

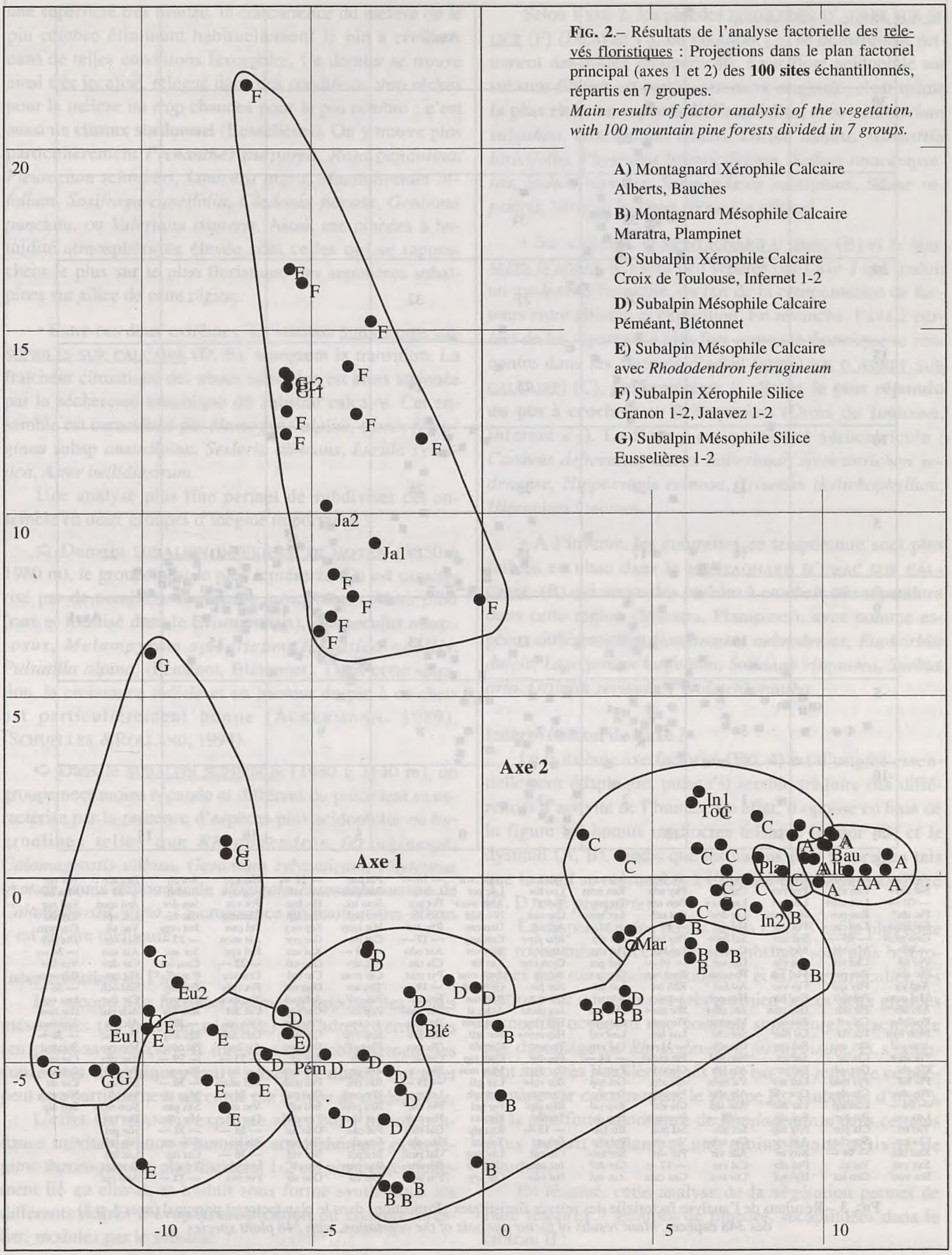


FIG. 2.– Résultats de l'analyse factorielle des relevés floristiques : Projections dans le plan factoriel principal (axes 1 et 2) des **100 sites** échantillonnés, répartis en 7 groupes.
Main results of factor analysis of the vegetation, with 100 mountain pine forests divided in 7 groups.

A) Montagnard Xérophile Calcaire
Alberts, Bauches

B) Montagnard Mésophile Calcaire
Maratra, Plampinet

C) Subalpin Xérophile Calcaire
Croix de Toulouse, Infernet 1-2

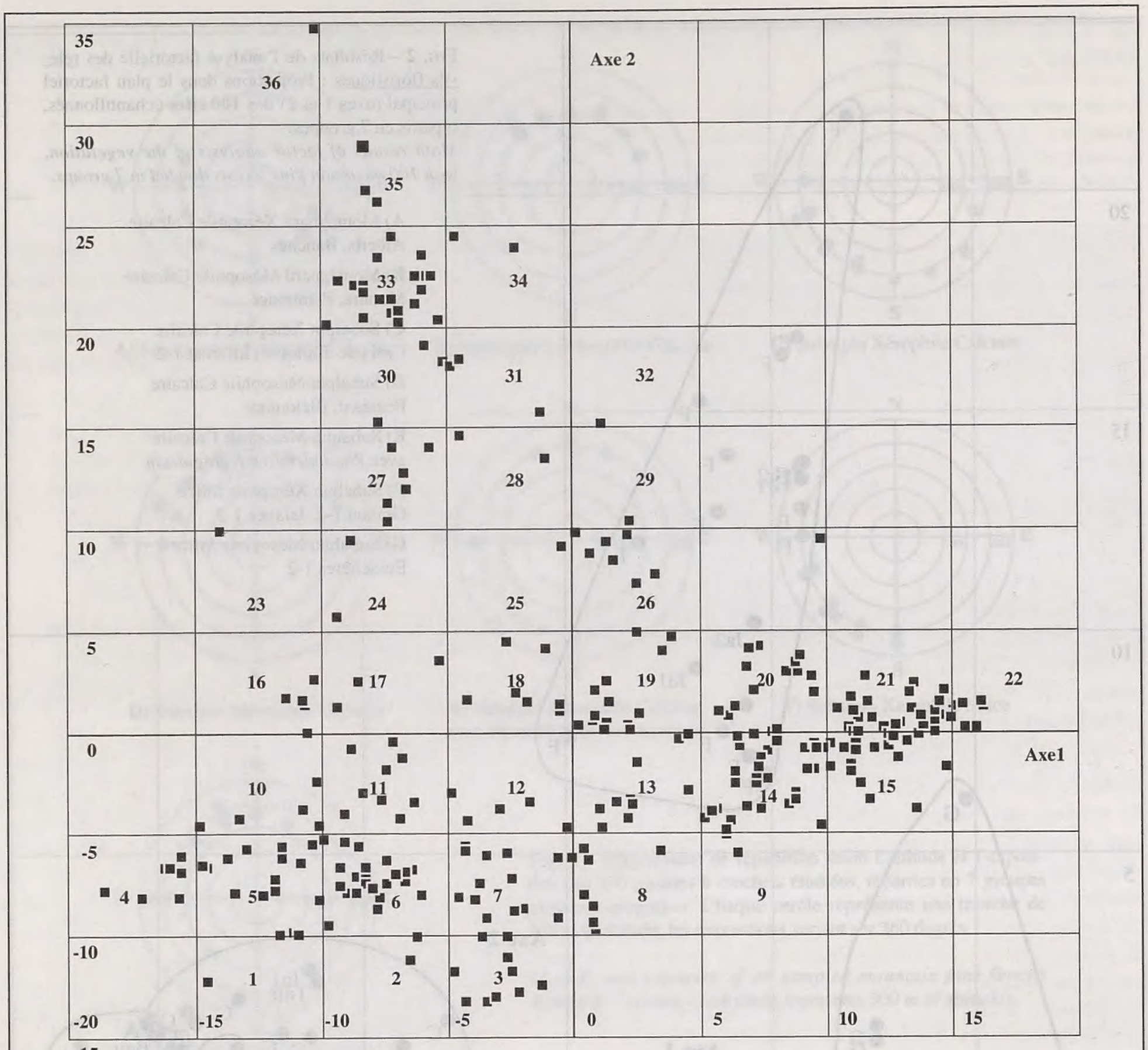
D) Subalpin Mésophile Calcaire
Péméant, Blétonnet

E) Subalpin Mésophile Calcaire
avec *Rhododendron ferrugineum*

F) Subalpin Xérophile Silice
Granon 1-2, Jalavez 1-2

G) Subalpin Mésophile Silice
Eusselières 1-2

Source : MNHN



--- 01 ---	Gen pun	Gen ver	**--- 07 ---**	Alc hop	Jun nan	Vib lan	Ame ova	--- 16 ---	Pin unc	**--- 21 ---**	Hie sco	Ara cil	Dra aiz	Pul ver
Sal has+	Lon nig	Ped ver	Car aus	Phy sco	Ran nem	Leo his	Lac per	Leo hel	Ros pim+	Las sil	Asp cyn	Hie bif	**--- 33 ---**	Min lar
--- 02 ---	Lon nig+	Luz syl	Lar dec+	Goo rep	Tri pra	Tar off	Ame ova+	Pot gra	Sem tec	Hie lan	Pot ver	Sen dor	Arn mon	Sed rup
Pic abi*	Ros pen	Hom alp	Lar dec/	Cot neb	Sax mos	Car cau	Hie pild	Ger riv	Pru vul	Hel alp	Cla amp	Hie vil	Luz spi	Car car
Sal app+	Lon cae	Pol viv	Hie syl	**--- 09 ---**	**--- 13 ---**	Are cil	Dap cne	Rhy lau	Hie amp	Sap ocy	Pel can	Jun com	Vac uli	Poa nem
Ono mon	**--- 05 ---**	Sal reti	Sal foe+	Phy orb	Pul alp	Rha alp+	Cen ang	**--- 17 ---**	Cot int	Glo cor	Ast mon	**--- 27 ---**	Sen inc	Dia pav
--- 03 ---	Mai bif	Mel syl	Cam rho	Epi hel	Pul aus	Hel sed	Min ver	Ant odo	**--- 20 ---**	Ker sax	Hel ape	Sor auc	Alc xan	**--- 34 ---**
Pyr rot	Cha vil	Car elo	Gal ani	**--- 10 ---**	Hel gra	Gym con	Vin hir	Cla ran	Aci alp	Ono cri	**--- 22 ---**	Cam bar	Car dav	Ver frul
Pic abi/	Ros pen+	Mel nut	Poa cha	Emp her	Dry oct	Sol vir	Ame ova/	Pyr min	Car acau	Car hal	Cen sca	Ver off	Pot cra	Car sem
Asp vir	Phy spi	Fes vio	Ast bel	Rho fer	Las lat	Hie pic	Gym rob	**--- 18 ---**	Thy ser	Ono rot	Pin syl+	Poa alp	Sed och	**--- 35 ---**
Mel nem	Pel aph	Eup hir	Hep nob	Ant nip	Sor ari	Cir aca	Bup ran	Fes rub	Pin syl/	Aet sax	Teu mon	Cre pyr	Car cae	Luz nut
Abi alb*	Ple sch	Eup min	Abi alb+	Sor auc+	Mel pra	Jun com/	Ach cal	Jun nan+	Pop tre	Cor vag	Cot del	Rub ida	Ach mil	Hie hum
Pru bri+	Cal vil	Sca col	Mon uni	Pin cem	Cam rot	Hip eme	Ant mon	Dic sco	Arc uva	Pim sax	Ono spi	**--- 28 ---**	Alc gla	Sed anac
Mon hyp	Fes fla	Lil mar	Sor cha	Luz luz	Leu vul	Hip eme+	Sor ari/	Hie pre	Eup cyp	Cor min	Ono nat	Epi ang	Ver fruc	**--- 36 ---**
Aqu vul	Phy ova	Sal cap	Cle alp	**--- 11 ---**	Car orn	Tor tor	Car alb	Cla pyx	Pin syl*	Ono pro	Ast ono	Sil nut	Min rup	Bun bul
Pic abi+	Cla fur	Sal ser	Neo nid	Pin cem*	**--- 14 ---**	Fes dur	Cam rap	Cet isl	Tol sta	Ant lil	**--- 23 ---**	**--- 29 ---**	Ran pyr	Car eri
Pic abi	Ger syl	Eur str	Abi alb	Cla syl	Pyr chl	Car dig	Moe mus	Lat pra	Are ser	Hel sem	Luz lut	Pla ser	Tri alpi	Cen uni
Pla bif	Pyr med	Luz niv	Val mon	Alc alp	Gal asp	Ber vul+	Las gal	**--- 19 ---**	Bro ere	Pru mah	Sed annu	**--- 30 ---**	Sil rup	Cer str
Phy mic	Cle alp+	Coe vir	Abi alb/	Pin cem+	Ort sec	Cam coc	Her sph	Lot cor	Hip com	Que pub	**--- 24 ---**	Myo alp	Ver all	Nig com
--- 04 ---	Lon alp	Lar dec*	Ade alp	Cla elo	Bup sal	Rha alp/	Par pal	Pin unc*	Ara pum	Sed alb	Vac myr	Sax pan	Sem mon	Sed alp
Luz sie	Pre pur	Sol alp	**--- 08 ---**	Pin cem/	Eup dul	Tri dis	Pty sax	Hie mur	Ast sem	Teu cha	Des fle	Hie pil	Phy bet	
Vio rei	Cla por	Nig nig	Ses alb	Scl pur	Bis lae	**--- 15 ---**	Rha alp	Gal mol	Pot cau	Odo lut	**--- 25 ---**	**--- 31 ---**	Hie pel	
Cla gra	Sor cha+	Aju pyr	Cot neb+	Vac vit	Pol cha	Epi atr	Tol cal	The alp	Scu alp	Gal cor	Ant dio	Sem ara	Hie vul	
Rha can	**--- 06 ---**	Rhy tri	Ade vir	Pol alp	Sor ari+	Car vul	Lav ang	Gal pum	Bra pin	Ber vul	**--- 26 ---**	Car res	Las hal	
Sax cun	Val tri	Pse alb	Cal var	**--- 12 ---**	Car def	Jun com*	Cep rub	Pin unc+	Ros pim	Fes alt	Leu gla	Tri alpe	Gen aca	
Sor auc/	Gen lut	Hyl spl	Cor ave	Gen cam	Ant vul	Pol odo	Car ery	Pin unc/	Mel cil	Ono str	Fes ovi	**--- 32 ---**	And cin	

FIG. 3.– Résultats de l'analyse factorielle des relevés floristiques : Projections dans le plan factoriel principal (axes 1 et 2) des **348 espèces**. *Main results of factor analysis of the vegetation, with 348 plant species.*

Source : MNHN

une superficie très limitée, la concurrence du mélèze ou le pin cembro éliminant habituellement le pin à crochets dans de telles conditions favorables. Ce dernier se trouve ainsi très localisé, relégué dans des conditions trop sèches pour le mélèze ou trop chaudes pour le pin cembro : c'est aussi un **climax stationnel** (Eusselières). On y trouve plus particulièrement *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*, *Pleurozium schreberi*, *Lonicera nigra*, *Maianthemum bifolium*, *Saxifraga cuneifolia*, *Cladonia furcata*, *Gentiana punctata*, ou *Valeriana tripteris*. Ainsi, ces pinèdes à humidité atmosphérique élevée sont celles qui se rapprochent le plus sur le plan floristique des sapinières subalpines sur silice de cette région.

• Entre ces deux extrêmes, les stations SUBALPINES MÉSOPHILES SUR CALCAIRE (D, E), marquent la transition. La fraîcheur climatique des ubacs subalpins est alors atténuée par la sécheresse édaphique du substrat calcaire. Cet ensemble est caractérisé par *Homogyne alpina*, *Carex ferruginea* subsp *australpina*, *Sesleria albicans*, *Luzula sylvatica*, *Aster bellidiastrum*.

Une analyse plus fine permet de subdiviser cet ensemble en deux groupes d'inégale importance :

➪ Dans le SUBALPIN INFÉRIEUR ET MOYEN (1650 à 1980 m), le groupement le plus représenté (D) est caractérisé par de nombreuses espèces mésophiles : *Abies alba* (rare et localisé dans le Briançonnais), *Ranunculus nemorosus*, *Melampyrum sylvaticum*, *Hepatica nobilis*, *Pulsatilla alpina*, (Péméant, Blétonnet). Dans cette situation, la croissance radiale et en hauteur du pin à crochets est particulièrement bonne (ACKERMANN, 1989), (SCHUELLER &ROLLAND, 1994).

➪ Dans le SUBALPIN SUPÉRIEUR (1980 à 2140 m), un groupement moins répandu et différent du précédent se caractérise par la présence d'espèces plus acidophiles ou hygroclines telles que *Rhododendron ferrugineum*, *Calamagrostis villosa*, *Geranium sylvcaticum*, *Phyteuma ovatum*, mais dépourvu de *Polygala chamaebuxus* ou de *Calamagrostis varia*. La croissance en hauteur des arbres y est encore meilleure.

Interprétation de l'axe 2

Le second axe factoriel permet d'opposer les ubacs mésophiles (en position négative) aux adrets xérophiles (en position positive). Il traduit vraisemblablement les **contrastes thermiques entre adrets et ubacs.** Cet effet peut être partiellement accentué par le type de roche-mère.

L'effet GUTMANN s'explique alors par l'interdépendance inévitable entre l'humidité atmosphérique et le régime thermique. Le plan factoriel 1-2 est ainsi essentiellement lié au climat, et traduit sous forme synthétique les différents degrés d'**évapotranspiration** du couvert forestier, modulés par le substrat.

Selon l'axe 2, les pinèdes SUBALPINES D'ADRET SUR SILICE (F) (JALAVEZ $_{1\text{-}2}$, ou GRANON $_{1\text{-}2}$) se démarquent nettement des autres groupements. Leur flore acidophile sur substrat filtrant est particulièrement originale, c'est même **la plus riche en espèces différentielles**, avec : *Hieracium vulgatum*, *Laserpitium halleri*, *Luzula nutans*, *Minuartia laricifolia*, *Phyteuma betonicifolium*, *Sedum anacampseros*, *Sedum rupestre*, *Sempervivum montanum*, *Silene rupestris*, *Senecio incanus*, *Veronica allionii*…

• Sur calcaire, le MONTAGNARD D'UBAC (B) et le SUBALPIN D'ADRET (C) sont peu séparés par l'axe 1 qui traduit un gradient d'humidité, du fait de la compensation de facteurs entre altitude et exposition. En revanche, l'axe 2 permet de les séparer. Le plus fort contraste thermique se rencontre dans les stations d'adret (SUBALPIN D'ADRET SUR CALCAIRE) (C), qui représente le **climax le plus répandu du pin à crochets** en Briançonnais (Croix de Toulouse, Infernet $_{1\text{-}2}$). La flore y est nettement xérocalcicole : *Carduus defloratus*, *Carex halleriana*, *Helictotrichon sedenense*, *Hippocrepis comosa*, *Trisetum distichophyllum*, *Hieracium lanatum*.

• A l'inverse, les contrastes de température sont plus faibles en ubac dans le MONTAGNARD D'UBAC SUR CALCAIRE, (B) qui abrite des pinèdes à crochets très répandues dans cette région (Maratra, Plampinet), avec comme espèces différentielles *Cotoneaster nebrodensis*, *Euphorbia dulcis*, *Laserpitium latifolium*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aria*, *Orthilia secunda*, *Pyrola chlorantha*.

Interprétation de l'axe 3

Le troisième axe factoriel (FIG. 4) est d'origine essentiellement édaphique, puisqu'il semble traduire des différences d'activité de l'humus. En effet, il oppose en haut de la figure les humus médiocres tels que le mor (G) et le dysmull (A, B), tandis que les humus plus favorables tels que le mull se regroupent à l'opposé en bas du même axe (C, D, et E *pro parte*).

La dispersion des points selon l'axe 3 est la plus forte sur roche-mère siliceuse où les substrats sont plus hétérogènes que sur calcaire (groupes F et G). En particulier, les stations sur quartzites et grès permien de ces deux groupes respectifs occupent une position supérieure, caractérisée par davantage de *Rhododendron ferrugineum*, et s'opposent aux grès houillers situés plus bas. On retrouve ce phénomène sur calcaire dans le groupe E : (subalpin d'ubac), où la plus forte abondance de *Rhododendron* dans certains sites traduit également une moins bonne activité de l'humus.

En résumé, cette analyse de la végétation permet de faire ressortir 7 groupes de pinèdes, récapitulées dans le tableau II :

Source : MNHN

TABLEAU II.– Typologie des pinèdes à crochets du Briançonnais.
Mountain pine forests in the Briançonnais divided in 7 groups.

CODE	TYPE DE PINEDE	RELEVÉS	ETUDE DENDROÉCOLOGIQUE
A	Montagnard Xérophile Calcaire	12	Alberts, Bauches
B	Montagnard Mésophile Calcaire	17	Maratra, Plampinet
C	Subalpin Xérophile Calcaire	18	Croix Toulouse, Infernet 1-2
D	Subalpin Mésophile Calcaire	16	Péméant, Blétonnet
E	Subalpin Mésophile Calcaire + *Rhododendron ferrugineum.*	8	non étudié
F	Subalpin Xérophile Silice	19	Granon 1-2, Jalavez 1-2
G	Subalpin Mésophile Silice	10	Eusselières 1-2
Total	**7 types de pinèdes à crochets**	**100**	**15 stations x 18 arbres**

Le détail des relevés floristiques étant trop volumineux pour être présenté ici, nous avons représenté les **profils de répartition (en pourcentage de présence) des principales espèces,** classées par ordre alphabétique, selon les 7 groupes obtenus (en éliminant les espèces accidentelles). Ceci permet de retrouver facilement les **espèces différentielles** des groupements (FIG. 5) : Ce sont soit celles qui ne sont présentes que dans un seul groupe à la fois, soit celles dont le pourcentage relatif de présence est maximal dans ce groupe. Ces données peuvent servir sur le terrain de guide pour identifier les types de pinèdes.

ANALYSE DENDROÉCOLOGIQUE

Comparaison des analyses phyto- et dendroécologiques

L'étude floristique préliminaire nous permet ensuite de choisir 15 pinèdes appartenant aux principaux groupements ainsi obtenus. Les données dendroécologiques sont à leur tour traitées par AFC (FIG. 6). Comme ces données sont standardisées, celles-ci ne portent plus d'informations quantitatives sur la production des peuplements, mais elles permettent de mettre en relief des différences qualitatives de réponse interannuelle au climat.

L'axe 1 de l'analyse dendroécologique (qui traduit 19.3 % de variance) oppose fortement les 4 stations du MONTAGNARD (Alberts, Bauches, Maratra, Plampinet). En effet, celles-ci sont situées dans les plus mauvaises conditions sur des sols superficiels où le pin à crochets est relégué par la concurrence du pin sylvestre.

Une autre étude basée sur les largeurs de cernes brutes a d'ailleurs permis de montrer que c'est là où la croissance radiale est la plus lente (SCHUELLER ROLLAND, 1994).

L'axe 1 traduit donc la **qualité des stations** dans lesquelles pousse le pin à crochets.

Interprétation de l'axe 2

Là encore, la situation est simplifiée par rapport à l'analyse floristique, puisque cet axe (qui traduit 13,8 % de variance) oppose dans l'étage subalpin les stations MÉSOPHILES des XÉROPHILES, quel que soit le type de substrat (déjà pris en compte par l'axe 1), et a donc une signification **climatique**. Il traduit l'influence combinée de la température et de l'humidité atmosphérique.

Ainsi, les cernes de croissance des arbres sont sous l'influence de facteurs stationnels **analogues** à ceux agissant sur la végétation, mais de façon sensiblement **plus simple** et moins imbriquée : l'arbre a un effet nettement intégrateur.

De plus, cette analyse factorielle basée sur les indices de croissance radiale des arbres permet de dégager un résultat essentiel : toutes les stations appartenant à un même groupe phytosociologique présentent également une **proximité importante du point de vue dendroclimatologique**.

Il est donc tout à fait légitime de se baser dans un premier temps sur des relevés de végétation pour sélectionner des placettes à analyser dendroclimatiquement.

HAUTEURS DOMINANTES DES PEUPLEMENTS

Une vision globale des potentialités forestières des pinèdes à crochets peut être fournie par la comparaison des profils de répartition des 100 pinèdes étudiées selon la HAUTEUR DOMINANTE des arbres. Celle-ci dépend peu de l'âge, étant donné qu'il s'agit de la hauteur à laquelle se stabilisent les arbres les plus vieux de chaque peuplement. L'âge de stabilisation correspond à 120 ans comme le montrent les carottages à cœur réalisés dans les 15 peuplements témoins.

Il en ressort clairement (FIG. 7) que les meilleures croissances en hauteur s'observent dans l'étage SUBALPIN MÉSOPHILE SUR SILICE (G). Cependant, cette situation est assez atypique car ces pinèdes (les plus proches sur le plan floristique des sapinières) sont particulièrement rares dans la région, le pin à crochets étant le plus souvent éliminé par le pin cembro.

Là où le pin à crochets représente des superficies importantes, la croissance est maximale dans l'étage SUBALPIN MÉSOPHILE SUR CALCAIRE (D), surtout en présence de Rhododendron (E).

A l'opposé, les pires conditions de croissance se rencontrent dans l'étage MONTAGNARD XÉROPHILE SUR

Source : MNHN

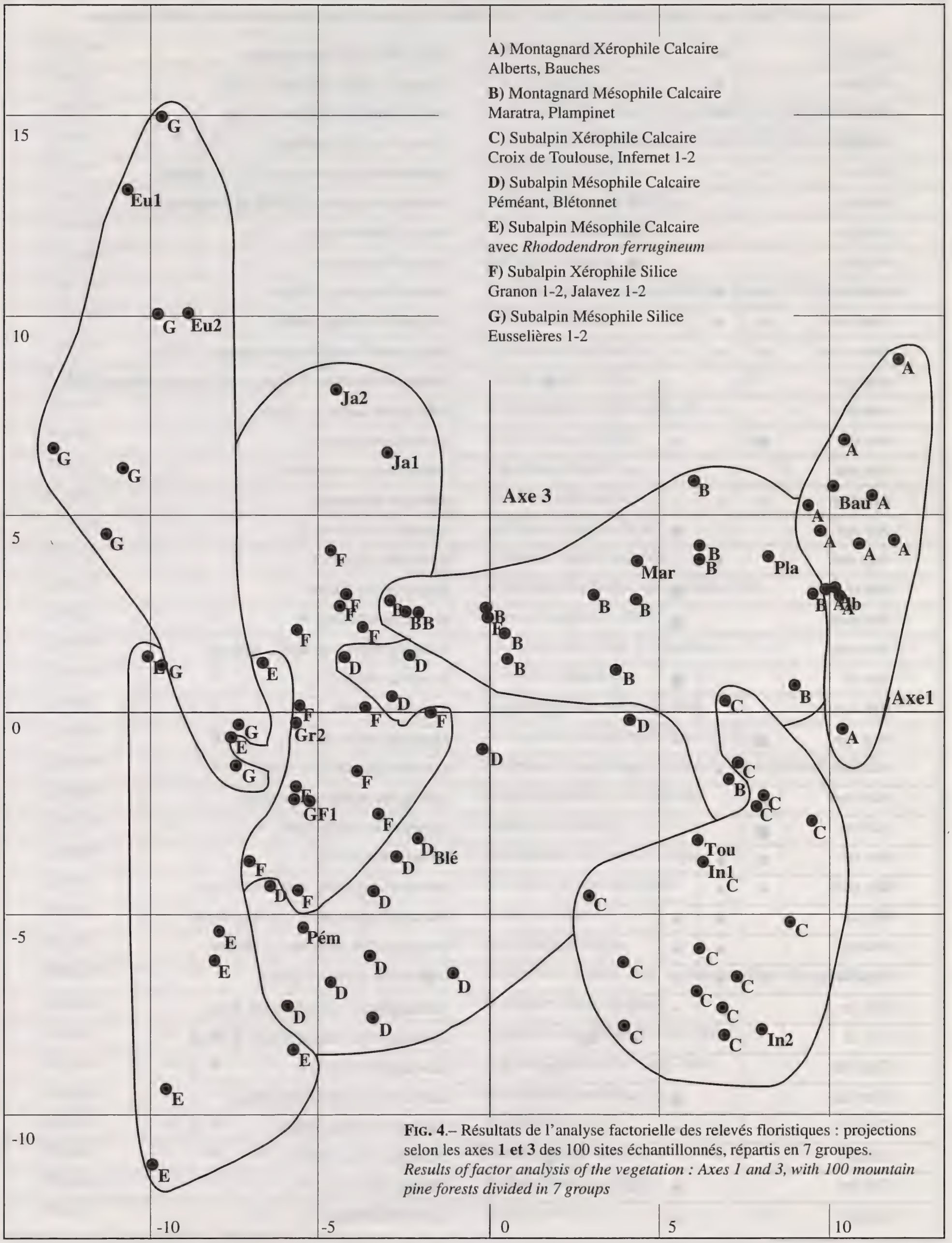


FIG. 4.– Résultats de l'analyse factorielle des relevés floristiques : projections selon les axes **1 et 3** des 100 sites échantillonnés, répartis en 7 groupes.
Results of factor analysis of the vegetation : Axes 1 and 3, with 100 mountain pine forests divided in 7 groups

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Abi alb*		●		○			·	*Abies alba* Mill. (arborescent)
Abi alb+		●		○			•	*Abies alba* Mill. (arbustif < 2 m)
Abi alb/		●		•				*Abies alba* Mill. (arbustif 2-5 m)
Abi alb		○		●				*Abies alba* Mill. (herbacé)
Ach cal	○	○	·					*Achnatherum calamagrostis* L. (P. Beauv)
Ade alp			○	●				*Adenostyles alpina* L. (Bluff & Fiengerh.)
Aju pyr				●	●			*Ajuga pyramidalis* L.
Alc alp				●	•	·	•	*Alchemilla alpina* L.
Ame ova	●	●	·					*Amelanchier ovalis* Medik
Ame ova/	●	●	•					*Amelanchier ovalis* Medik
Ame ova+	●	●	•	·				*Amelanchier ovalis* Medik (arbustif < 2 m)
And cin						●		*Androsace vitaliana* L. *lapeyr ssp. cinerea* Kres in Hegi
Ant dio	·	·	·	·		●	·	*Antennaria dioica* L. Gaertn.
Ant lil	●		•					*Anthericum liliago* L.
Ant odo				○	·	○	○	*Anthoxantum odoratum* L.
Ant mon	●	•	•					*Anthyllis montana* L.
Ant vul	·	·	●	•		·		*Anthyllis vulneraria* L.
Aqu vul		●		●				*Aquilegia vulgaris* L.
Ara cil			●			•		*Arabis ciliata* Clairv.
Ara pum			●					*Arabis pumila* Jacq.
Arc uva	·	•	•	·		•		*Arctostaphylos uva-ursi* L. Spreng
Are cil			●					*Arenaria ciliata* L.
Arn mon						●	•	*Anica montana* L.
Asp cyn	●		•					*Asperula cynanchica* L.
Ast bel		○	·	●	•			*Aster bellidiastrum* L. Scop
Ast mon	●	·						*Astragalus monspessulanus* L.
Ast ono	●							*Astragalus onobrychis* L.
Ber vul	●	●						*Berberis vulgaris* L.
Ber vul+	●	●		·		·		*Berberis vulgaris* L. (arbustif < 2 m)
Bis lae	·	●	●	·				*Biscutella laevigata* L. *ssp. laevigata*
Bra pin	·	●	●			·		*Brachypodium pinnatum* L. Beauv.
Bup ran	•	●	•					*Bupleurum ranunculoides* L.
Cal var	·	●	•	○				*Calamagrostis varia* Schradt. Host
Cal vil				•	●		•	*Calamagrostis villosa* Chaix. J. Gmel.
Cam bar						●	•	*Campanula barbata* L.
Cam coc			●	•				*Campanula cochlearifolia* Lam.
Cam rot	•	•	•	·	·	·	·	*Campanula rotundifolia* L.
Car res						●		*Cardamine resedifolia* L.
Car def	·		●	○	·			*Carduus defloratus* L.
Car alb	●	•	○	·				*Carex alba* Scop.

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Car cae						●		*Carex caespitosa*
Car dig	•	•	•	•				*Carex digitata* L.
Car aus		•	·	◦	•			*Carex ferruginea* Scop. *ssp. austroalpina* (Bech) W. Dietr.
Car ery	◦	◦						*Carex flacca* Schreber *ssp. erythrostachis* (Hoppe) Holub
Car hal	•	•	◦					*Carex hallerana* Asso.
Car orn	·		◦	◦			·	*Carex ornithopoda* Willd.
Car sem			◦			◦		*Carex sempervirens* Vill.
Car acau	•	•	◦	◦		·		*Carlina acaulis* L.
Car cau	•	◦	•	•	·			*Carlina acaulis* L. *ssp. caulescens* (Lam.) Schübl & Martens
Car vul	◦	◦	•					*Carlina vulgaris* L.
Cen sca	●	•						*Centaurea scabiosa* L.
Cet isl	•	•	·	•	·	•	·	*Cetraria islandica* L.
Cha vil					◦		◦	*Chaerophyllum villarsii* Koch
Cir aca	◦	◦	◦	•				*Cirsium acaule* Scop.
Cla elo	◦						◦	*Cladonia elongata*
Cla fur	•			•			◦	*Cladonia furcata* Ach.
Cla pyx	•	•	·	·	•	•		*Cladonia pyxidata* Ach.
Cla ran	◦					◦	◦	*Cladonia rangiferina* Ach.
Cla syl	◦			◦			◦	*Cladonia rangiferina var sylvatica* Ach.
Cle alp		◦		◦			·	*Clematis alpina* L. Mill.
Coe vir				●	•			*Coeloglossum viride* L. Hartman
Cor min	◦	◦						*Coronilla minima* L.
Cot int		◦	◦			◦		*Cotoneaster integerrimus* Med.
Cot neb		●						*Cotoneaster nebrodensis* Guss. C. Koch
Cot neb+	·	◦	·	◦				*Cotoneaster nebrodensis* Guss. C. Koch (arbustif < 2 m)
Cre pyr		•		•		◦	•	*Crepis pyrenaica* L. W. Greuter
Drap cne	◦	•	◦	·				*Daphne cneorum* L.
Des fle				•	·	◦	•	*Deschampsia flexuosa* L. Trin.
Dic sco	·	•	·	•	·	•	·	*Dicranum scoparium* Hedw
Dra aiz			◦			◦		*Draba aizoides* L.
Dry oct	·	•	•	◦	·			*Dryas octopetala* L.
Emp her							●	*Empetrum nigrum* L. *ssp. hermaphroditum* (Lange) Hag.
Epi ang			•			◦		*Epilobium angustifolium* L.
Epi atr	•	•	•	·				*Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Bess.
Epi hel	•	●						*Epipactis helleborine* (L.) Crantz
Eup cyp	·	·	◦			•		*Euphorbia cyparissias* L.
Eup dul	•	◦	·	•				*Euphorbia dulcis* L.
Fes dur		◦	◦					*Festuca duriuscula* L.
Fes fla				◦	·		·	*Festuca flavescens* Bell.
Fes ovi		·	◦	·		◦		*Festuca ovina* L.

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Fes rub			●	•	•	•	•	*Festuca rubra* L.
Fes vio				●	●			*Festuca violacea* Gaudin *ssp. violacea*
Gal cor	●		•					*Galium corrudifolium* Vill.
Gal mol	•	●			•	•		*Galium mollugo ssp. mollugo* L. (herbacé)
Gal asp	•	•	•	●				*Galium pumilum* Murr. s.l.
Gal pum	·	·	●			·	·	*Galium pumilum* Murray
Gen aca						●		*Gentiana acaulis* L.
Gen lut		●				●	●	*Gentiana lutea* L.
Gen pun							●	*Gentiana punctata* L.
Ger syl				●	●		•	*Geranium sylvaticum* L. *ssp. sylvaticum*
Glo cor	•	·	•	·				*Globularia cordifolia* L.
Goo rep		●						*Goodyera repens* L. R. Br.
Gym con	•	·	•	•				*Gymnaderia conopsea* L. R. Br.
Gym rob		●						*Gymnocarpium robertianum* Hoffm. Newm.
Hel ape	●							*Helianthemum apenninum* L. Mill.
Hel gra		·	●	●	·			*Helianthemum nummularium* L. Mill. *grandiflorum* Scop. Schinz & Tell
Hel alp	●		●					*Helianthemum oelandicum* L. DC *ssp. alpestre* Jacq. Cesati
Hel sed		·	●	•				*Helictotrichon sedenense* DC. Holub.
Hep nob		•	•	●	·		·	*Hepatica nobilis* Mill.
Hie amp		●	•			●		*Hieracium amplexicaude* L. gr.
Hie bif		•	•	·		●		*Hieracium bifidum* Kit.
Hie lan	·	•	●					*Hieracium lanatum* Vill. gr.
Hie mur		•	•	•	·	·	·	*Hieracium murorum* L.
Hie pel						●		*Hieracium peleterianum* Mérat
Hie pic	•	•	●	·		·		*Hieracium pictum* Schleicher ex Pers. gr.
Hie pil			·			●		*Hieracium pilosella* L.
Hie pild	●	●						*Hieracium piloselloides* Vill.
Hie pre		●	·	·	·	·	·	*Hieracium prenanthoides* Vill.
Hie vil			●			●		*Hieracium villosum* Jacq. gr.
Hie vul						●	·	*Hieracium vulgatum* Fries
Hip com	•		●	·		·		*Hippocrepis comosa* L.
Hip eme+		●						*Hippocris emerus* L. P. Lassen (= *Coronilla emerus* L.)
Hom alp				●	•		•	*Homogyne alpina* L. Cass.
Hyl spl		●		·	·		•	*Hylocomium splendens* Hedw. B.S. & G.
Jun com*	●	●	·	·		·		*Juniperus communis* L. *ssp. communis* (arborescent)
Jun com/	●	●						*Juniperus communis* L. *ssp. communis* (arbustif)
Jun com	●	●				•		*Juniperus communis* L. *ssp. communis* (herbacé)
Jun nan			●	●			●	*Juniperus communis* L. *ssp. nana* Willd. Syme
Jun nan+			•	•	·	●	·	*Juniperus communis* L. *ssp. nana* Willd. Syme (arbustif < 2 m)
Lac per		•	●					*Lactua perennis* L.

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Lar dec*			·	●	•		◦	*Larix decidua* Mill. (arborescent)
Lar dec+		·	●	◦				*Larix decidua* Mill. (arbustif < 2 m)
Lar dec/		•	•	◦	◦			*Larix decidua* Mill. (arbustif 2-5 m)
Las gal	●	●						*Laserpitium gallicum* L.
Las hal						●		*Laserpitium halleri* Vill.
Las lat	·	●	·	·	·	·	·	*Laserpitium latifolium* L.
Las sil	◦	•	◦	·		·		*Laserpitium siler* L.
Lat pra		●				●		*Lathyrus pratensis* L.
Lav ang	●	◦						*Lavandula angustifolia* Mill. *ssp. angustifolia*
Leo his	·	•	●	·	·	·		*Leontodon hispidus* L.
Leo hel					◦	•	●	*Leontodon pyrenaicus* Gouan
Leu vul	·	◦	◦	◦	·			*Leucanthemum vulgare* Lam.
Leu gla		●				●		*Leucobryum glaucum* (Hedw.) Angst.
Lil mar				●	◦			*Lilium martagon* L.
Lon nig+							●	*Lonicera nigra* L. (arbustif < 2 m)
Lot cor	·	·	●	•	·	·		*Lotus corniculatus* L.
Luz luz				◦	·	·	●	*Luzula luzulina* Vill. Dalla Tore & Sarnth.
Luz niv		•		◦	·		◦	*Luzula nivea* L. DC.
Luz nut						●		*Luzula nutans* Vill. Duval-Jouve
Luz spi						●	•	*Luzula spicata* L. DC.
Luz syl		·	·	◦	•	·	•	*Luzula sylvatica* Huds. Gaud.
Mai bif							●	*Maianthemum bifolium* L. FW Schm.
Mel pra	·	·	·	•	·	·	·	*Melampyrum pratense* L.
Mel syl		·	·	◦	•		•	*Melampyrum sylvaticum* L.
Min lar						●		*Minuarta laricifolia* L. Schinz & Tell *ssp. laricifolia*
Mon uni		•	•	●	·		·	*Moneses uniflora* L. A Gray
Myo alp				•		●	•	*Myosotis alpestris* F.W. Schm.
Neo nid		●		●				*Neottia nidus-avis* L. L.C.M. Rich
nig nig				●	●			*Nigirtella nigra* Reichb. fil.
Odo lut	●	·						*Odontites lutea* L. Clair
Ono cri			●					*Ononis cristata* Mill.
Ono nat	●							*Ononis natrix* L.
Ono rot	●	•	•	·				*Ononis rotundifolia* L.
Ort sec	•	◦	•	•	·			*Orthilia secunda* L. House
Pel aph				•	•	·	●	*Peltigera aphtosa* Ach.
Phy bet						●	·	*Phyteuma betonicifolium* Vill.
Phy orb	·	●	•	·				*Phyteuma orbiculare* L.
Phy ova				•	●		•	*Phyteuma ovatum* Honck.
Phy spi				◦	◦		●	*Phyteuma spicatum* L.
Pic abi*		●		•	•			*Picea abies* L. Karst. (arborescent)

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Pic abi+		◉		·	·			*Picea abies* L. Karst. (arbustif < 2 m)
Pic abi		●						*Picea abies* L. Karst. (herbacé)
Pim sax	◉	○						*Pimpinella saxifraga* L.
Pin cem*			·	○	•	·	•	*Pinus cembra* L. (arborescent)
Pin cem+			·	•	•	·	•	*Pinus cembra* L. (arbustif < 2 m)
Pin cem/			·	○	·	•	·	*Pinus cembra* L. (arbustif 2-5 m)
Pin cem		·		•	•	•	○	*Pinus cembra* L. (herbacé)
Pin syl*	○	○	•	·		·		*Pinus sylvestris* L. (arborescent)
Pin syl+	●							*Pinus sylvestris* L. (arbustif < 2 m)
Pin syl/	○			○		○		*Pinus sylvestris* L. (arbustif 2-5 m)
Pin unc*	·	•	•	·	·	•	·	*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb. (arborescent)
Pin unc+	·	•	•	•	·	•	·	*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb. (arbustif < 2 m)
Pin unc/	·	•	•	•	·	•	·	*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb. (arbustif 2-5 m)
Pin unc	·	•	•	•	·	•	·	*Pinus uncinata* Mill. ex Mirb. (herbacé)
Pla ser	•	·	•			◉	·	*Plantago maritima* L. *ssp. serpentina* All. Arcangeli
Pla bif		●						*Platanthera bifolia* L. L.C.M. Richard
Ple sch		•			•		◉	*Pleurozium schreberi* Brid. Mitt.
Poa alp			·	○		◉	•	*Poa alpina* L.
Poa alp				◉	·	·		*Polygala alpestris* Reichb.
Pol cha	•	•	○	•	·			*Polygala chamaebuxus* L.
Pol odo	◉	○						*Polygonatum odoratum* Mill. Druce
Pol viv				◉	○			*Polygonum viviparum* L.
Pop tre	○	○				○		*Populus tremula* L.
Pre pur		·	·	•		·	◉	*Prenanthes purpurea* L.
Pru vul	◉						◉	*Prunella vulgaris* L.
Pru bri+		●						*Prunus brigantina* Vill. (arbustif < 2 m)
Pse alb				◉	·			*Pseudorchis albida* L. A & D. Löve
Pul alp		·	○	◉	·		·	*Pulsatilla alpina* L. Delarb. *ssp. alpina*
Pul aus		○	•	•	•			*Pulsatilla alpina* L. Delarb. *ssp. austriaca* Aich & Schw.
Pul ver			·			●		*Pulsatilla vernalis* L. Miller
Pyr chl		◉	·	•				*Pyrola chlorantha* Sw.
Pyr med		•		•	•		•	*Pyrola media* Sw.
Pyr min	•			•	•	•		*Pyrola minor* L.
Pyr rot		◉		○				*Pyrola rotundifolia* L.
Ran nem		·	•	○	·	·	·	*Ranunculus nemorosus* DC.
Rha alp+		◉		◉				*Rhamnus alpinus* L. (arbustif < 2 m)
Rha alp/		●						*Rhamnus alpinus* L. (arbustif 2-5 m)
Rho fer				·	•	·	◉	*Rhododendron ferrugineum* L.
Rhy lau				◉		◉	•	*Rhytiadelphus laureus* (Hedw.) Warnst
Rhy tri		•		•	·		•	*Rhytiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	FIG. 5.– Liste des principales espèces et profils écologiques.
Ros pen+				•			●	*Rosa pendulina* L. (arbustif)
Ros pen							●	*Rosa pendulina* L. (herbacé)
Ros pim+		•		•		•		*Rosa pimpinellifolia* L. (arbustif < 2 m)
Ros pim			●					*Rosa pimpinellifolia* L. (herbacé)
Rud ida				•		●		*Rubus idaeus* L.
Sal reti				●	•			*Salix reticulata* L.
Sap ocy	·	·	●					*Saponaria ocymoides* L.
Sax cun							●	*Saxifraga cuneifolia* L.
Sax pan						●		*Saxifraga paniculata* Mill.
Scl pur		•					•	*Scleropodium purum* Hedw. Limpr.
Sed anac						●		*Sedum anacampseros* L.
Sed rup						●		*Sedum rupestre* L.
Sem ara			·	·		●		*Sempervivum arachnoideum* L.
Sem mon			·			●		*Sempervivum montanum* L.
Sem tec			●	•		•		*Sempervivum tectorum* L.
Sen dor			●	·		●		*Senecio doronicum* L. L.
Sen inc						●	·	*Senecio incanus* L.
Ses alb	·	•	•	•	·			*Sesleria albicans* Kit. ex Schultes
Sil nut	·		•	·		●	·	*Silene nutans* L.
Sil rup						●	·	*Silene rupestris* L.
Sol alp			·	●	●		·	*Soldanella alpina* L.
Sol vir	•	●	•	·		·	·	*Solidago virgaurea* L.
Sor ari+	●	●		·		·	·	*Sorbus aria* L. Crantz (arbustif < 2 m)
Sor ari/	●	●						*Sorbus aria* L. Crantz (arbustif 2-5 m)
Sor ari		●	●			·		*Sorbus aria* L. Crantz (herbacé)
Sor auc+		·	·	·		●	●	*Sorbus aucuparia* L. (arbustif < 2 m)
Sor auc/							●	*Sorbus aucuparia* L. (arbustif 2-5 m)
Sor auc			·		·	●	·	*Sorbus aucuparia* L. (herbacé)
Sor cha+				·	●	·	●	*Sorbus chamaemespilus* L. Crantz (arbustif < 2 m)
Tar off			●	●				*Taraxacum officinale* Web.
Teu mon	●							*Teucrium montanum* L.
The alp		·	•	•		·	·	*Thesium alpinum* L.
Thy ser	·	·	●	·	·	·		*Thymus serpyllum* L.
Tol sta	·	•	●			·		*Tolpis staticefolia* All. Schulz-Bip
Tor tor	●	·	●	·			·	*Tortella tortuosa* Hedw. limpr
Tri alpe						●		*Trifolium alpestre* L.
Tri alpi						●		*Trifolium alpinum* L.
Tri pra		·	·	●	·			*Trifolium pratense* L.
Tri dis		•	●	·				*Trisetum distichophyllum* Vill. P. Beauv. ex Roemer & Schultes
Vac myr		·		•	·	●	·	*Vaccinium myrtillus* L.

Source : MNHN

	A	B	C	D	E	F	G	
Vac uli						●	·	*Vaccinium uliginosum* L.
Vac vit		·	·	◦	·	•	·	*Vaccinium vitis-idaea* L.
Val mon	·	◦	·	◦	·			*Valeriana montana* L.
Val tri		·	·				●	*Valeriana tripteris* L.
Ver all				·		●		*Veronica allionii* Vill.
Ver off				·		◦	•	*Veronica officinalis* L.
Vib lan		●						*Viburnum lantana* L.

FIG. 5.– Liste alphabétique des espèces rencontrées au moins 2 fois, avec pour chacune le profil de répartition (en pourcentage relatif) selon les 7 types de pinèdes. (* = arborescent, / et + = arbustif).

Alphabetical list of the main plants, with relative percentage in each group (= trees, / and + = shrubs).*

CALCAIRE (A), dans des endroits édaphiquement très secs où le pin sylvestre est exclu.

Toujours sur calcaire mais dans le MONTAGNARD MÉSOPHILE ou le SUBALPIN XÉROPHILE (B et C), les hauteurs des arbres sont quasiment identiques, autrement dit une altitude élevée en adret est équivalente à une altitude plus faible mais en ubac.

L'axe principal de l'analyse floristique est ainsi étroitement corrélé avec la croissance en hauteur des pins à crochets. L'analyse floristique s'avère être un très bon critère d'analyse des hauteurs dominantes des peuplements, mais aussi un critère efficace en dendroécologie.

CONCLUSIONS

Cette étude à la fois phyto- et dendroécologique fait ressortir plusieurs résultats originaux :

• Tout d'abord, nous avons établi une **typologie détaillée** et exhaustive de la végétation des pinèdes à crochets du Briançonnais et du Queyras. La diversité des substrats géologiques et la **large amplitude** de répartition du pin à crochets dans cette région permettent en effet une approche globale de sa typologie forestière. Par rapport à la Maurienne (BARTOLI, 1966), la situation du pin à crochets est ici sensiblement plus variée.

• En effet, cette analyse fait ressortir **7 groupements** bien individualisés, dont nous précisons les **conditions écologiques** et indiquons les **espèces indicatrices** et différentielles qui permettent de les caractériser.

• L'utilité d'une telle classification sur le plan des **potentialités forestières** de cette essence est soulignée à partir des hauteurs dominantes des peuplements.

• Les facteurs stationnels responsables de la répartition de la végétation ont été mis en évidence et hiérarchisés grâce à l'analyse factorielle. Le rôle primordial de **l'humidité climatique et secondairement édaphique** est en particulier démontré.

• Les plus faibles croissances du pin à crochets sont caractérisées par la présence de 4 espèces : *Daphne cneorum*, *Globularia cordifolia*, *Achnatherum calamagrostis* et *Carex alba*, qui sont de bonnes indicatrices de **sols très superficiels**.

• A l'opposé, deux espèces **mésophiles calcicoles** : *Aster bellidiastrum* et *Carex ferruginea* subsp *australpina* caractérisent les meilleures stations sur calcaire sur sols profonds d'ubac, où la croissance est maximale. Sur silice les meilleures pinèdes à crochets sont des pinèdes mixtes à *Pinus cembra*.

• Le degré de similitude important entre des séries dendrochronologiques réalisées dans des stations analogues du point de vue phytosociologique nous a permis de démontrer à quel point l'analyse de la végétation constitue un **critère pertinent** (bien que cela soit peu évident a priori) pour choisir des sites lors d'études dendroclimatologiques.

• Sur le plan pratique, ce résultat montre qu'il est légitime d'utiliser une carte des séries de végétation pour pouvoir extrapoler à une surface plus vaste des résultats dendroécologiques obtenus à partir de sondages ponctuels.

• Enfin, les profils écologiques des principales espèces sont indiqués, pour une éventuelle généralisation de ces résultats à d'autres régions des Alpes internes.

Source : MNHN

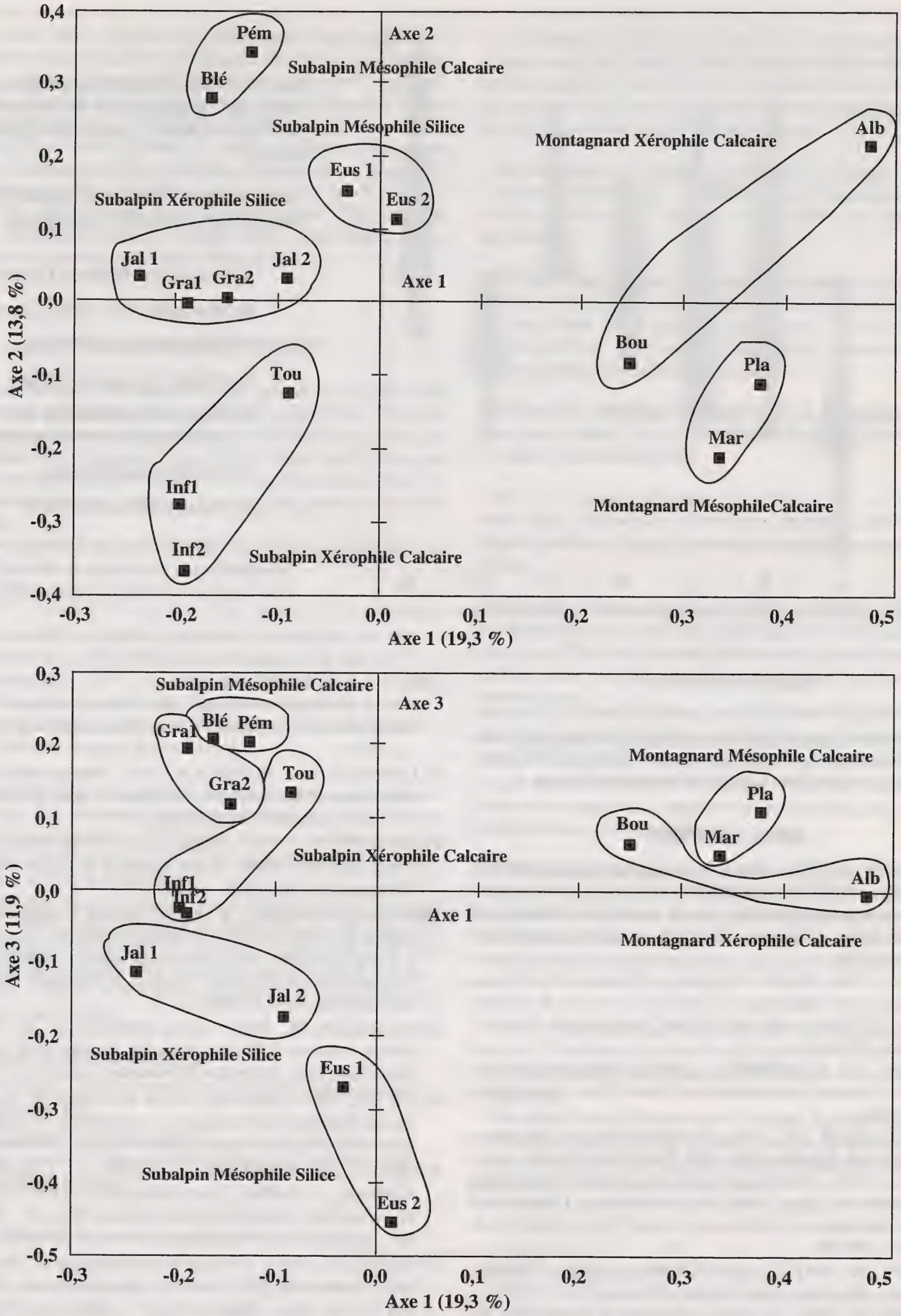


FIG. 6.– Résultats de l'analyse factorielle des **chronologies dendroécologiques**. Projections dans le plan factoriel (1,2) et (1,3) des 15 pinèdes échantillonnées.

Results of factor analysis of tree-ring indices. Axes 1, 2 and 1, 3 with 15 mountain pine forests.

Source : MNHN

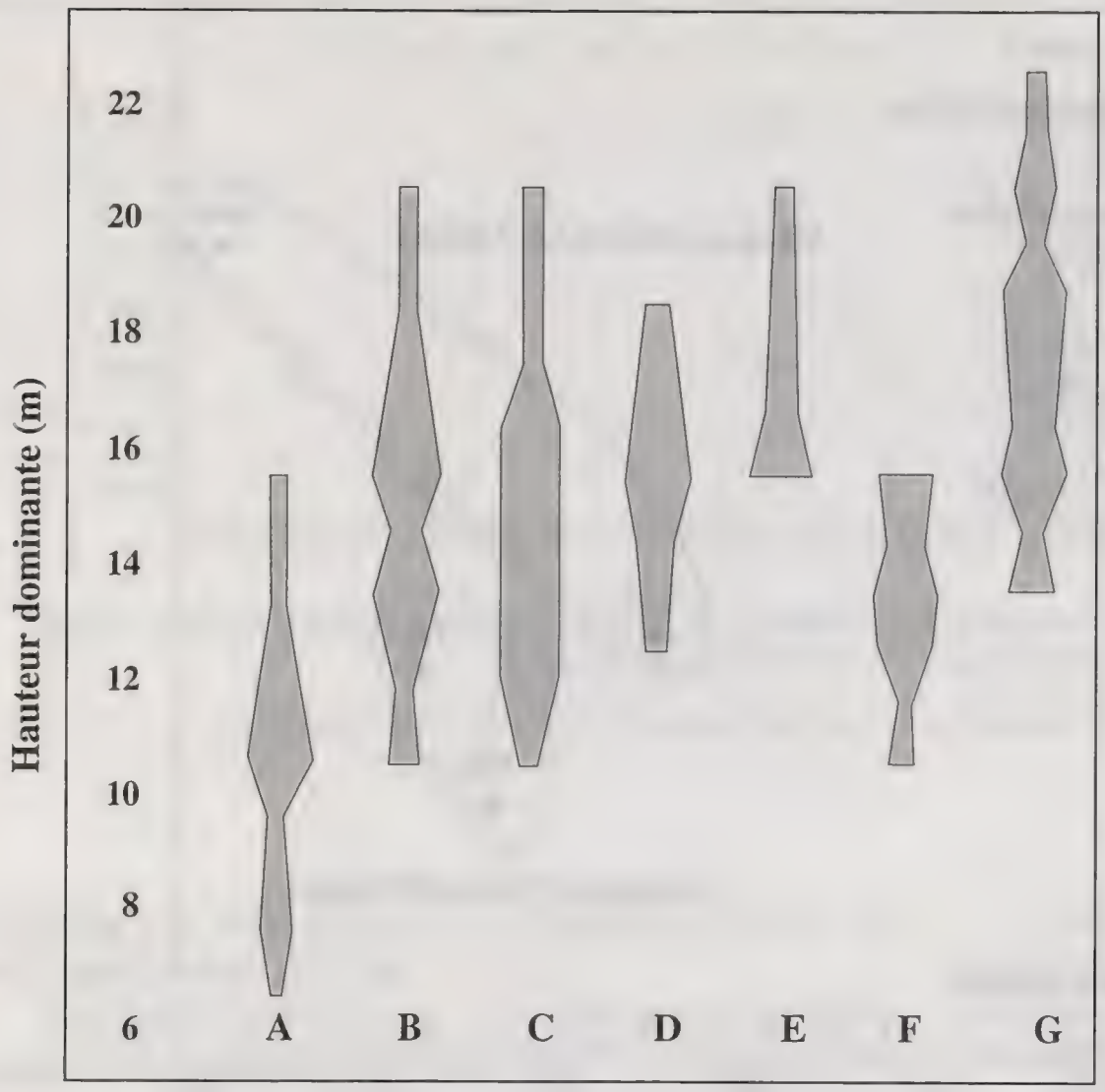


FIG. 7.– Profils de répartition des hauteurs dominantes des 100 peuplements de pin à crochets étudiés, répartis selon 7 groupements phytosociologiques.

Dominant height of the trees growing in the 100 sampled sites, divided in 7 main groups.

A) Montagnard Xérophile Calcaire

B) Montagnard Mésophile Calcaire

C) Subalpin Xérophile Calcaire

D) Subalpin Mésophile Calcaire

E) Subalpin Mésophile Calcaire avec *Rhododendron ferrugineum*

F) Subalpin Xérophile Silice

G) Subalpin Mésophile Silice

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier tout particulièrement Françoise ACKERMANN pour le travail de terrain qu'elle a partagé avec nous, Richard MICHALET pour son aide dans l'interprétation de l'AFC phytoécologique, ainsi que Josée LUCAS pour son aide technique.

BIBLIOGRAPHIE

ACKERMANN, F., 1989.– *Etude de quelques pinèdes à crochets du Briançonnais. Caractérisation des types fonctionnels d'humus et relations possibles avec la productivité.* Rapport de DEA Grenoble, Géologie, Ecologie et Aménagement des Montagnes, 63 p.

BARTOLI, C., 1966.– Etudes écologiques sur les associations forestières de la Haute-Maurienne. *Les cahiers du Parc de la Vanoise*, Bulletin n°2, hors-série, extrait des *Annales des Sciences Forestières*, 23 : 1-321.

BOUROCHE, J.M. & SAPORTA, G., 1980.– *L'analyse des données.* Ed : Presses Universitaires de France, Paris, Que sais-je, n°1854, 128 p.

CADEL, G. & GILOT, J.-C., 1963.– Feuille de Briançon. *Documents pour la carte de Végétation des Alpes*, XXXV-36 : 91-140.

CADEL, G., 1980.– Séries de végétation et sols du Subalpin Briançonnais sur roches mères silico-alumineuses. Comparaison avec la Maurienne et la Tarentaise. *Science du sol, Bulletin de l'AFES*, 4 : 249-264.

CANTEGREL, R., 1983.– Le pin à Crochets pyrénéen : biologie, biochimie, sylviculture. *Acta Biologica Montana*, 2-3 : 87-331.

CANTEGREL, R., 1987.– Productivité ligneuse et organisation des marges forestières à *Pinus uncinata* Ram. en Pyrénées Occidentales. *Piriñeos (Logroño)*, 130 : 3-27.

CIBOIS P., 1983.– *L'analyse factorielle*. Presses Universitaires de France, Que sais-je n° 2095, 4e éd, 128 p.

CREUS J. & PUIGDEFABREGAS, J., 1976.– Climatologia histórica y dendrochronología del *Pinus uncinata* Ramond. *Cuadernos de investigatión (Geográfica e historia), Logroño*, 2, 2, 17-30.

ELLENBERG, H. & KLÖTZLI, F., 1972.– Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweitz. *Mitteilungen. Schzeiterische Anstalt für das Forstlische Versuchswesen*, 48 : 4.

GUTIÉRREZ, E., 1991.– Climatic tree growth relationships for *Pinus uncinata* Ram. in the Spanish pre-Pyrennees. *Acta Oecologia*, 12 : 213-225.

GENOVA FERNANDEZ, R., 1987.– *Análisis y significado de los anillos de crecimiento de dos especies forestales :* Pinus uncinata *y* Pinus sylvestris, *en la peninsula ibérica.* Thésis Doctoral, Departemento de Ecologia, Facultad de Biologica, Universidad de Barcelona, 355 p + annexes.

KERGUÉLEN, M., 1993.– Index synonymique de la flore de France. Muséum d'Histoire Naturelle, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Paris. *Collection Patrimoines naturels*, 8 :197.

PUIG, J.N., 1982.– *Recherches sur la dynamique des peuplements forestiers en milieu de montagne : contribution à l'étude de la régénération en forêt d'Osséja.* Thèse 3ème cycle, Toulouse, 188 p.

RAMEAU, J.C., MANSION, D., DUMÉ, G., LECOINTE, A., TIMBAL, J., DUPONT, P. & KELLER, R., 1993.– *Flore forestière française.* Guide écologique illustré. Tome 2 : Montagnes. Ed : Institut pour le développement forestier, ENGREF : 2421 p.

ROLLAND, C., 1993.– *Fonctionnement hydrique et croissance du Sapin (*Abies alba *Mill.) dans les Alpes françaises. Dynamique des flux de sève, écophysiologie et dendroécologie.* Thèse Laboratoire d'Ecologie Alpine, UJF, Grenoble 1 : 179 p.

RUIZ-FLAÑO, P,. 1988.– Dendroclimatic series of *Pinus uncinata* R. in the Central Pyrenees and in the Iberian system, Spain. A comparative study. *Pirineos (Logroño)*, 132 : 49-64.

Source : MNHN

SANDOZ, H., 1983.– *Recherches taxonomiques, biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux conifères subalpins des Alpes : Mélèze d'Europe, pin à crochets et pin mugho. Etudes de terrain centrées sur les Alpes-Maritimes et Ligures.* Thèse Doctorat ès sciences, Aix Marseille III, 650 p.

SCHUELLER, J. & ROLLAND, C., 1994.– Influence stationnelle sur la croissance du pin à crochets (*Pinus uncinata* Ramond). *Schweitzerische Zeitschrift für Forstwesen*, 145 : 739-755.

TUTIN, T.G., HEYWOOD, V.H., BURGES, N.A., VALENTINE D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A., 1964-1980.– *Flora Europeae.* Cambridge Univeristy Press, 5 vol.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The vegetation of 100 mountain pine forests is analysed with factor analysis in the Briançonnais and the Queyras. Then, 15 forests are chosen in various conditions of soil, altitude and exposure. In each of them, cores are taken with a Pressler borer on 18 dominant trees. All the ring widths of theses 270 trees are measured. Thus, 15 master chronologies are obtained, covering the period 1850-1988 (139 years).

These vegetation and dendroecological data are analysed and compared with the same method (factor analysis).
The aim of this study is to answer two questions :

- Is it possible to use the vegetation covering the soil as a criterion to choose forests for dendroclimatological studies ?

- Are the ecological factors that are responsible for the vegetation repartition the same than those which can explain the differences observed in tree growth ?

The studied area is the Briançonnais located in the French internal Alps. The climate is homogeneous and dry, with 714 mm per year of precipitations, 2362 hours of solar radiation and an annual mean temperature of 7,4°C. The mountain pine grows there from 1360 m to 2500 m of elevation.

One hundred forests ranging from 1390 m to 2270 m are sampled, with a slope between 5° and 40°C, in various soil conditions, and 359 species of plants are observed. The tree dominant height ranges from 6 to 22 m (with an average of 13,9 m).

The first 3 factors of the factor analysis of the vegetation are successively linked with :

1) The relative humidity of the air.
2) The thermal contrast between northern and southern slopes (linked with n°1).
3) The influence of humus activity.
   Seven groups of forests are obtained and described with typical plant species :

- **(A)** Mountain Southern sites with Calcarcous soils, with the slowest radial and height growth because of the hardest soil and climate conditions. These forests are characterised by *Helianthemum apenninum*, *Lavandula angustifolia*, *Daphne cneorum*, *Carex alba*, *Teucrium montanum*, or *Globularia cordifolia*.

- **(B)** Mountain Northern sites with Calcareous soils, with *Cotoneaster nebrodensis*, *Euphorbia dulcis*, *Laserpitium latifolium*, *Solidago virgaurea*, *Sorbus aria*, *Orthilia secunda*, *Pyrola chlorantha*.

- **(C)** Subalpine Southern forests with Calcareous soil with a sharp thermal contrast. They cover a large area in this region and they can be described by *Carduus defloratus*, *Carex halleriana*, *Helictotrichon sedenense*, *Hippocrepis comosa*, *Trisetum distichophyllum*, or *Hieracium lanatum*.

- **(D)** and **(E)** Subalpine Northern sites on Calcareous soils with *Homogyne alpina*, *Carex australpina*, *Sesleria albicans*, *Luzula sylvatica*, *Aster bellidiastrum*.

- **(D)** On the Lower subalpine level (from 1650 to 1980 m) with *Abies alba*, *Ranunculus nemorosus*, *Malampyrum sylvaticum*, *Hepatica nobilis*, *Pulsatilla alpina* and a particulary good tree height growth.

- **(E)** On the Upper subalpine level (from 1980 to 2140 m) with *Rhododendron ferrugineum*, *Calamagrostis villosa*, *Geranium sylvaticum*, *Phyteuma ovatum*, but without *Polygala chamaebuxus* or *Calamagrostis varia*, where trees height is higher than in the previous case.

- **(F)** Subalpine Southern forest on Siliceous soils with a specific and original vegetation : *Hieracium vulgatum*, *Laserpitium halleri*, *Luzula nutans*, *Minuaria laricifolia*, *Phyteuma betonicifolium*, *Sedum anacampseros*, *Sempervivum montanum*, *Silene rupestris*, *Senecio incanus*, *Veronica allionii*.

- **(G)** Subalpine Northern sites on Siliceous soils, with *Prenanthes purpurea*, *Rosa pendulina*, *Pleurozium schreberi*, *Lonicera nigra*, *Maianthemum bifolium*, *Saxifraga cuneifolia*, *Cladonia furcata*, *Gentiana punctata*, or *Valeriana tripteris* as in Fir forests. The dominant height is there optimum, but such forests are rare in that area.

For the dendroecological data, the two main factors are easier to analyse. They describe first the differences of growth between forests and secondly the influence of the climate due to humidity and temperature.

Moreover, results have shown that the forests with the same vegetation are also similar according to the variations of the ring width of the trees. Consequently, vegetation analysis can be used to choose forest for dendroecological works.

Source : MNHN

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (4) 1995 : 215-224

CARACTÉRISTIQUES BRYOLOGIQUES D'UN SYSTÈME FORESTIER ALLUVIAL PARTIELLEMENT DÉCONNECTÉ DU RHIN : LA RÉSERVE NATURELLE D'OFFENDORF (ALSACE, FRANCE)*

Alain VANDERPOORTEN[1], Jean-Paul KLEIN[2] & Philippe DE ZUTTERE[3]

[1]36 avenue Den Doorn, B-1180 Bruxelles (Belgique)
[2]Conservatoire des Sites Alsaciens, Bureau des Réserves Naturelles Rhénanes, 1a rue principale, F-67850 Offendorf (France)
[3]Centre Marie Victorin, 28 rue des Ecoles, B-5670 Vierves-sur-Viroin (Belgique)

SUMMARY
(original scientific paper)

BRYOLOGICAL CHARACTERISTICS OF A FOREST PARTLY DISCONNECTED FROM THE RHINE : THE OFFENDORF NATURE RESERVE (ALSACE, FRANCE)
This paper deals with the first bryological data in the Offendorf nature reserve (Alsace, France). It is based on a list of 125 taxa and on two phytosociological tables. The relationships between the mossflora and the degree of connectivity with the Rhine are approached by comparison with two others Rhine systems ; the first is presently totally disconnected from the river, whereas the second is still overflooded every year. This work is included in the ecological management plan of the reserve that aims at conserving both structure and functioning of the riparian forest in an attempt of restoration by the river flooding.

KEY WORDS : Offendorf - Rhin - Connectivity - Bryophytes - Nature reserve - Bryophytic communities - Alluvial forest.

RÉSUMÉ
(travail original)

Un premier état de la végétation bryophytique est rapporté dans la réserve naturelle rhénane d'Offendorf (Alsace, France). Il est axé autour d'un inventaire de 125 taxons et de deux tableaux phytosociologiques. Les relations entre la bryoflore et le degré de connexion avec le fleuve sont abordées par comparaison avec la forêt d'Erstein, actuellement totalement déconnectée du fleuve, et l'Ile de Rhinau, toujours soumise à des inondations périodiques. Ce travail s'intègre dans le cadre du plan de gestion écologique qui vise à conserver la structure et la fonctionnalité de la ripisylve dans une optique de restauration du milieu par les crues du Rhin.

MOTS CLÉS : Offendorf - Rhin - Connectivité - Bryophytes- Réserve naturelle - Groupements bryophytiques - Forêt alluviale.

INTRODUCTION

Dans la conjoncture récente de prise en compte des milieux alluviaux comme de véritables systèmes fonctionnels étroitement liés au réseau hydrographique qui les a engendré, une conception plus écologique de leur aménagement a progressivement vu le jour (DÉCAMPS & NAIMAN, 1989, PAUTOU, 1992, SCHNITZLER, 1994, SCHNITZLER & CARBIENER, 1993). En Alsace, plusieurs projets de restauration en secteur riverain ont commencé à s'instituer (KLEIN *et al.*, 1994), et ont dernièrement fait l'objet d'une synthèse à l'échelle régionale (ALSACE NATURE *et al.*, 1995, Service de la navigation de Strasbourg, 1995). Dans ce contexte, une approche bryologique du milieu riverain a été menée dans les réserves naturelles d'Erstein, d'Offendorf et de Rhinau. Elle vise à caractériser les relations entre la bryoflore, l'écosystème forestier et le réseau hydrographique, dans un souci de compréhension et de préservation de la forêt alluviale.

* Manuscrit reçu le 13 avril 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 12 décembre 1995

Source : MNHN

MÉTHODE ET SITE D'ÉTUDE

MÉTHODE

Un inventaire de la bryoflore a été mené dans la réserve naturelle d'Offendorf d'août 1994 à août 1995 dans l'ensemble des niches écologiques qui constituent la mosaïque alluviale, afin de prendre en compte tous les types biologiques. Des relevés bryosociologiques d'une dizaine de centimètres carrés ont été réalisés sur les groupements bien individualisés des sapements de berges ainsi que sur les épiphytes de la saulaie perhumide. La nomenclature adoptée est celle de Corley et al. (1981, 1991) pour les mousses, celle de Grolle (1983) pour les hépatiques et celle d'Oberdorfer (1994) pour les phanérogames.

LOCALISATION ET CARACTÉRISATION ÉCOLOGIQUE DU SITE D'ÉTUDE

La réserve naturelle d'Offendorf a été créée en 1989 sur une superficie de 60 ha. Elle se trouve au coeur d'une forêt alluviale de 454 ha, située à environ 30 kilomètres au nord de Strasbourg, et s'étend entre la digue des hautes eaux et la digue de canalisation du Rhin (FIG.1).

Conditions hydrologiques

Partie intégrante de la plaine alluviale rhénane, le massif forestier a perdu son inondabilité à la suite de la construction, en 1977, du barrage hydroélectrique d'Iffezheim. Toutefois, une inondation par remontée de nappe peut se produire en période de hautes eaux. Elle ne permet donc pas l'apport d'alluvions ni d'éléments biogènes.

La réserve est parcourue par un ancien bras latéral du Rhin, le Rossmoerder. Ce dernier possède une alimentation plurimodale : approvisionné en partie par l'eau relativement polluée de l'Ill, il est de plus susceptible de collecter les eaux du Rhin en période de crue. En période de basses eaux en revanche, son alimentation devient presque exclusivement phréatique.

Végétation et phorophytes

La structuration de l'édifice forestier rhénan est étroitement liée à des facteurs hydrologiques (inondabilité, profondeur de la nappe), pédologiques, topographiques et climatiques, tout comme dans le cas des forêts du Danube (MARGL, 1973) et du Haut-Rhône (PAUTOU & DÉCAMPS, 1985). A Offendorf, la dendroflore est particulièrement riche, comme en témoigne la présence de plus de 50 espèces ligneuses autochtones (KLEIN, 1992). La dualité forêt à bois dur/forêt à bois tendre (CARBIENER, 1970, CARBIENER *et al.*, 1988) s'illustre une nouvelle fois. La forêt à bois tendre, une saulaie à *Salix alba*, s'installe dans les bas-fonds humides et s'étire en bande étroite le long des cours d'eau. De nombreux saules argentés, anciennement régulièrement taillés au même endroit, ont développé une forme en têtard. Des hélophytes de taille élevée constituent la strate herbacée de ce peuplement forestier clairsemé.

Celui-ci est remplacé par la forêt haute à bois tendre sur les sols moins asphyxiants, c'est-à-dire dans les situations topographiques plus élevées. *Salix alba, Populus nigra* et *Populus alba* en marquent la physionomie. Dans les années 1950-1960, des peupleraies de culture à peupliers euraméricains ont été implantées sur de grandes surfaces, au détriment de la saulaie-peupleraie indigène.

Enfin, la forêt à bois dur est constituée d'une chênaie-ormaie. De nombreuses trouées, dues à la graphiose, sont actuellement recolonisées par le frêne, qui a tendance à se substituer aux ormes.

La partie centrale du massif forestier est constituée par un ancien banc de gravier ; le sol, superficiel et filtrant, y crée des conditions plus xériques. Ces dernières sont propices à l'implantation d'essences comme le pin sylvestre, mentionné dans la forêt d'Offendorf depuis le milieu du siècle dernier.

RÉSULTATS

STATUT ÉCOLOGIQUE ACTUEL ET VENTILATION ÉCOLOGIQUE DE LA BRYOFLORE

Un inventaire de la flore bryologique, organisé par habitat, est consigné dans le tableau I. Trois conclusions majeures s'en dégagent :

- environ 60 % de la bryoflore est inféodée à la forêt alluviale ;
- l'hydrosphère est pauvre en bryophytes (seulement 8 taxons aquatiques) ;
- la part des bryophytes liées à des conditions artificielles est de 20 %.

STRUCTURE ET DISTRIBUTION DES SYSTÈMES ÉPIPHYTES

Les communautés épiphytes présentent essentiellement un déterminisme bimodal :

- chimie et physico-chimie des écorces, principalement pH et niveau trophique ;
- agencement le long du tronc selon un gradient aéroxérophile.

La canalisation du Rhin et la mise hors inondation ont précisément eu pour corollaire l'abaissement de la nappe phréatique (MAIRE & SANCHEZ-PEREZ, 1992), avec deux conséquences majeures : la modification du méso-

Source : MNHN

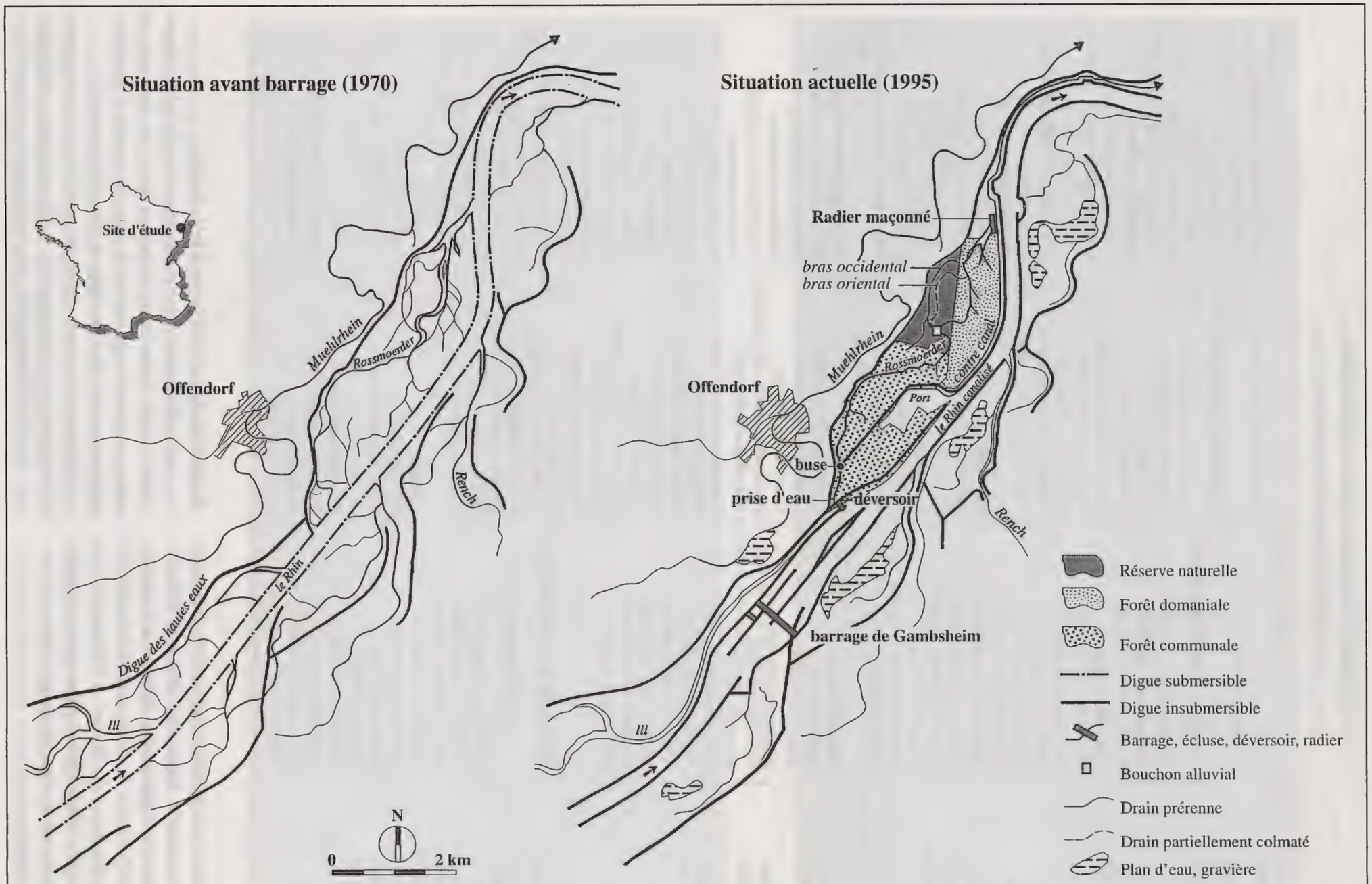


FIG. 1. Le massif forestier d'Offendorf. Réseau hydrographique et structures hydrauliques (DAO : SIRA/ACPA-CEREG).

The forest of offendorf. Hydrographic network and hydraulic structures.

Source : MNHN

TABLEAU I.– Inventaire de la bryoflore par habitat.
List of bryoflora according to habitat.

ÉPIPHYTES

Forêt alluviale

Cephaloziella divaricata
Frullania dilatata
Frullania tamarisci
Lejeunea cavifolia
Lophocolea heterophylla
Lophocolea minor
Metzgeria furcata
Porella platyphylla
Radula complanata
Amblystegium serpens
Anomodon attenuatus
Anomodon viticulosus
Brachythecium populeum
Brachythecium rutabulum
Bryum capillare
Bryum subelegans
Bryoerythrophyllum recurvirostre
Ceratodon purpureus
Dicranoweisia cirrata
Fissidens adianthoides
Fissidens dubius
Homalia trichomanoides
Homalothecium sericeum
Hypnum andoi
Hypnum cupressiforme
Isothecium alopecuroides
Leskea polycarpa
Leucodon sciuroides
Mnium homum
Mnium stellare
Neckera complanata
Orthotrichum affine
Orthotrichum diaphanum
Orthotrichum Iyellii
Ortotrichum obtusifolium
Ortotrichum pumilum
Orthotrichum stramineum
Orthotrichum striatum
Orthotrichum tenellum
Plagiomnium cuspidatum
Plagiomnium rostratum
Plagiomnium undulatum
Platygyrium repens
Pylaisia polyantha
Rhynchostegium confertum
Ulota bruchii
Ulota crispa
Zygodon rupestris

Frutiçaie xérophile sous pinède

Lophocolea heterophylla
Amblystegium serpens
Brachythecium rutabulum
Ceratodon purpureus
Dicranoweisia cirrata
Dicranum montanum
Dicranum scoparium
Hypnum cupressiforme
Isothecium alopecuroides
Isothecium myosuroides
Orthotrichum diaphanum
Plagiothecium denticulatum
Plagiothecium laetum
Plagiothecium succulentum
Tetraphis pellulida

Bois pourrissants

Lepidozia reptans
Lophocolea bidentata
Lophocolea heterophylla
Nowellia curvifolia
Riccardia palmata
Amblystegium serpens
Brachythecium rutabulum
Brachythecium salebrosum
Plagiomnium cuspidatum
Plagiomnium undulatum
Polytrichum formosum

TERRICOLES FORESTIÈRES

Forêt alluviale

Lophocolea bidentata
Brachythecium rutabulum
Calliergonella cuspidata
Cirriphyllum piliferum
Eurhynchium hians
Fissidens bryoides
Fissidens exilis
Fissidens taxifolius
Eurhynchium hians
Plagiomnium undulatum
Thuidium tamariscinum
Plagiomnium undulatum

Frutiçaie xérophile sous pinède

Brachythecium rutabulum
Ctenidium molluscum
Eurhynchium striatum
Fissidens bryoides
Jungermannia gracillima
Isothecium myosuroides
Polytrichum formosum
Rhytidiadelphus triquetrus
Thamnobryum alopecurum

Moliniaie

Lophocolea bidentata
Riccia fluitans
Amblystegium serpens
Barbula convoluta
Barbula unguiculata
Brachythecium rutabulum
Bryum bicolor
Calliergonella cuspidata
Campylium calcareum
Campylium stellatum
Dicranella varia
Ephemerum cohaerens
Ephemerum recurvifolium
Eurhynchium hians
Eurhynchium schleicheri
Fissidens taxifolius
Phascum cuspidatum
Physcomitrium eurystomum
Plagiomnium rostratum
Pleuridium acuminatum
Pottia truncata
Rhytidiadelphus squarrosus
Scleropodium purum
Thuidium philibertii
Weissia controversa
Weissia rutilans

Vasières

Riccian fluitans
Aphanorhegma patens

Sapements de berge

Conocephalum conicum
Lophozia badensis
Pellia endiviifolia
Brachythecium rutabulum
Eurhynchium hians
Fissidens bryoides
Fissidens incurvus
Fissidens monguillonii
Fissidens taxifolius
Mnium marginatum
Pohlia melanodon
Pohlia wahlenbergii

Aquatiques et sub-aquatiques

Riccia fluitans
Amblystegium riparium
Brachythecium rivulare
Bryum pseudotriquetrum
Calliergonella cuspidata
Cinclidotus micronatus
Cinclidotus riparius
Rhynchostegium riparioides

Bétons de construction

Conocephalum conicum
Amblystegium serpens
Barbula unguiculata
Brachtythecium rutabulum
Bryum argenteum
Bryum caespiticium
Bryum capillare
Ceratodon purpureus
Didymodon luridus
Didymodon rigidulus
Didymodon sinuosus
Didymodon vinealis
Encalypa streptocarpa
Homalothecium sericeum
Hypnum lacunosum
Cinclidotus mucronatus
Cinclidotus riparius
Schistidium apocarpum
Tortella tortuosa
Tortula intermedia
Tortula muralis
Zygodon viridissimus

Divers

Cratoneuron filicinum
Pseudocrossidium hornschuchianum

climat avec tendance à l'assèchement et la modification progressive de la structure forestière. Dès lors, l'évolution des populations de cryptogames épiphytes traduit fidèlement les modifications écologiques consécutives à l'aménagement hydraulique du fleuve. A Offendorf, trois systèmes épiphytiques illustrent ces processus, en corrélation avec la diminution des échanges eaux souterraines-eaux superficielles :

Épiphytes de la forêt basse à bois tendre

La saulaie-peupleraie pionnière n'occupe plus, depuis l'arrêt de la dynamique forestière liées aux épisodes de crues, qu'une frange étroite le long des cours d'eau et les dépressions les plus humides du massif forestier.

Les communautés épiphytiques (TAB. II) témoignent d'une part de la neutrophilie et de la richesse trophique des écorces. D'autre part, les bryophytes présentes sont

Source : MNHN

TABLEAU II.– Végétations épiphytes de la saulaie perhumide.
Epiphytic vegetations of the hygrophilous willow forest.

Numéro du relevé	6	5	1	2	4	8	3	7
Surface (dm²)	1	1	2	1,5	1,5	1,5	1,5	1
recouvrement. (%)	100	100	100	100	100	100	100	100
Lophocolea minor		2-2	1-1	+	1-1	+	1-1	2-2
Anomodon attenuatus	4-4	4-4	3-3	1-1	+		1-1	
Homalia trichomanoides	3-3	2-2	5-5	5-5	4-5	5-5	1-1	1-1
Lophocolea bidentata			+	+		1-1	3-3	
Fissidens adianthoides			+	+	2-3	2-2		+
Plagiomnium cuspidatum		+		1-1	1-1	1-1	2-2	2-2
Brachythecium rutabulum					+		1-2	
Mnium stellare								2-2
Amblystegium serpens								1-1
Lejeunea cavifolia					1-1			
Cephaloziella divaricata					+			+
Eurhynchium praelongum					+			
Radula complanata		+						
Hypnum cupressiforme	+					+		
Frullania dilatata				+				
Bryoerythrophyllum recurvirostre					R	+		

TABLEAU III.– Groupement *à Lophozia badensis* et *Pohlia melanodon.*
Lophozia badensis *and* Pohlia melandon *community.*

Numéro du relevé	5	1	2	3	4	6	7
Pente (%)	90	80	60	75	70	75	50
Surface (cm²)	10	15	15	15	10	10	10
Recouvrement (%)	100	100	1000	100	100	100	100
Lophozia badensis	5-5	5-5	5-5	5-5	5-5	5-5	5-5
Pohlia melanodon	+	1-1	1-1	2-3	1-1	1-1	1-1
Pellia endiviifolia	2-2	1-2	1-2	+	1-1		2-2
Fissidens taxifolius		R	+		+		+
Didymodon spadiceus		R	R	R		R	
Bryum pseudotriquetrum			1-1				
Chiloscyphus pallescens				+			
Eurhynchium hians					+		2-2
Thamnobryum alopecurum						R	
Amblystegium riparium							1-1
Homalia trichomanoides							+

Relevés 1, 2, 3, 5, 6 effectués à Erstein (30 octobre 1994)
4 et 7 à Offendorf (31 octobre 1994)

strictement inféodées à l' humidité stationnelle conditionnée par une nappe phréatique encore proche de la surface (0,8-1,2 m de profondeur selon KLEIN *et al.*, 1995b). C'est le cas pour le *Neckero-Anomodontetum viticulosi homalietosum* Szafran 1955 em. PHILIPPI (1965) dans sa variante typique, hygrophile, différenciée par *Anomodon attenuatus* et *Lophocolea minor* (relevés 6 à 2). Dans les situations encore plus humides, une communauté à *Fissidens adianthoides* prend le relais (relevés 4 et 8) et peut s'interpréter comme l'aile la plus hygrophile du *Neckero-Anomodontetum homalietosum* (PHILIPPI, 1972).

Épiphytes de la forêt à bois dur

La forêt à bois dur présente une succession d'associations épiphytes relativement comparable à celle de la

Source : MNHN

saulaie haute à bois tendre, avec une xérophilie cependant notablement plus marquée. Le groupement de base apparaît le plus souvent sous la forme de *Neckero-Anomodontetum typicum* dans sa variante à *Anomodon viticulosus*, dominé par cette dernière espèce, et moins hygrophile que son homologue à *Anomodon attenuatus* (PHILIPPI, 1972). L'étage supérieur du tronc, à partir d'environ un mètre du sol, est occupé par une série de groupements aéroxérophiles avec notamment *Leucodon sciuroides* et *Porella platyphylla.*

Epiphytes des secteurs forestiers xérophiles

Au sein du massif forestier, un bombement d'alluvions graveleuses se distingue floristiquement par des essences comme le pin sylvestre, le bouleau verruqueux et de nombreux arbustes épineux. Écologiquement, le substrat beaucoup plus filtrant est responsable d'un climat stationnel plus sec. La nature des phorophytes, jointe à ce mésoclimat particulier, conditionne une végétation bryophytique différente :

- par les affinités acidophiles des bryophytes présentes, avec une forte représentation des *Dicranaceae* (*Dicranum scoparium* et *D. montanum*) ;
- par une expansion strictement réduite aux profondes crevasses de l'écorce des chênes et des bouleaux âgés, où s'installent des espèces comme *Tetraphis pellucida* et *Lophocolea heterophylla.*

DISCUSSION

CRITERES D'ÉVALUATION BRYOLOGIQUES DE LA FORÊT ALLUVIALE

Rareté

La rareté des taxons constitue l'un des premiers critères d'évaluation biologique d'un écosystème. A Offendorf, trois espèces :*Fissidens monguillonii, Physcomitrium eurystomum* et *Ephemerum cohaerens,* présentent un grand intérêt patrimonial à l'échelle européenne (SCHUMACKER, 1992), tandis que six autres : *Nowellia curvifolia, Riccardia palmata, Fissidens viridulus, Fissidens exilis, Fissidens incurvus, Eurhynchium schleicheri,* sont nouvelles, rares ou très rares en plaine d'Alsace (RASTETTER, 1981).

Diversité

Le milieu s'illustre par une richesse bryologique assez exceptionnelle : d'un point de vue quantitatif, le nombre de taxons inventoriés sur 60 ha avoisine celui de réserves naturelles de bien plus grande étendue :

Réserves forestières	Superficie	Nombre de taxons total
Offendorf	60	125
Erstein	120	127
Rhinau	311	141
Taubergießen (PHILIPPI, 1974)	1601	127

La diversité de la bryoflore dans la forêt alluviale est fortement dépendante de la dynamique fluviatile naturelle qui préside à la diversification des types forestiers. Elle est cependant également fortement influencée par la diversification des milieux occasionnée par la perturbation du système (assèchement local, constructions...). A l'échelle qualitative, ces résultats doivent donc être modulés par l'interprétation de la présence et du développement de certains taxons caractéristiques du degré de connexion de la forêt avec le réseau hydrographique (VANDERPOORTEN & KLEIN, 1996).

LA DÉRIVE DU STATUT ALLUVIAL ET SES CONSÉQUENCES POUR LA BRYOFLORE

Modifications mésoclimatiques

Comme présenté au chapitre résultats, le réseau hydrographique joue un rôle prépondérant dans la distribution des bryophytes épiphytes. D'une part, la bryoflore, globalement dominée par des taxons des climats tempérés, traduit l'absence de caractère continental significatif, et un certain équilibre dans l'importance des cortèges océaniques, méditerranéens et montagnards (FIG. 2). Cet équilibre démarque le massif d'Offendorf de celui d'Erstein qui, totalement isolé du Rhin, est drainé par des rivières phréatiques dont la température basse et constante favorise l'apparition d'une flore à caractère montagnard plus marqué (FIG. 2).

Plus particulièrement, la présence de *Riccardia palmata* sur un seul tronc d'arbre riverain à pourrissement avancé retient particulièrement l'attention : cette hépatique à affinités montagnardes y doit vraisemblablement plus sa présence au microclimat particulier des anfractuosités du bloc, qu'à des influences climatiques vosgiennes. Aussi, son statut dans la réserve est incertain. Il est possible que, à la manière des cours d'eau phréatiques traversant la réserve naturelle d'Erstein, le Rossmoerder favorise, par ses sources limnocrènes, un mésoclimat plus frais. Celui-ci est cependant plus modéré qu'à Erstein, en raison du mélange des eaux souterraines avec les eaux de surface plus tempérées. Ce processus pourrait expliquer, en partie, l'inégale abondance de l'hépatique dans les deux réserves.

Par ailleurs, deux faits principaux marquent l'absence d'épisodes de crue réguliers et l'abaissement de la nappe phréatique :

Source : MNHN

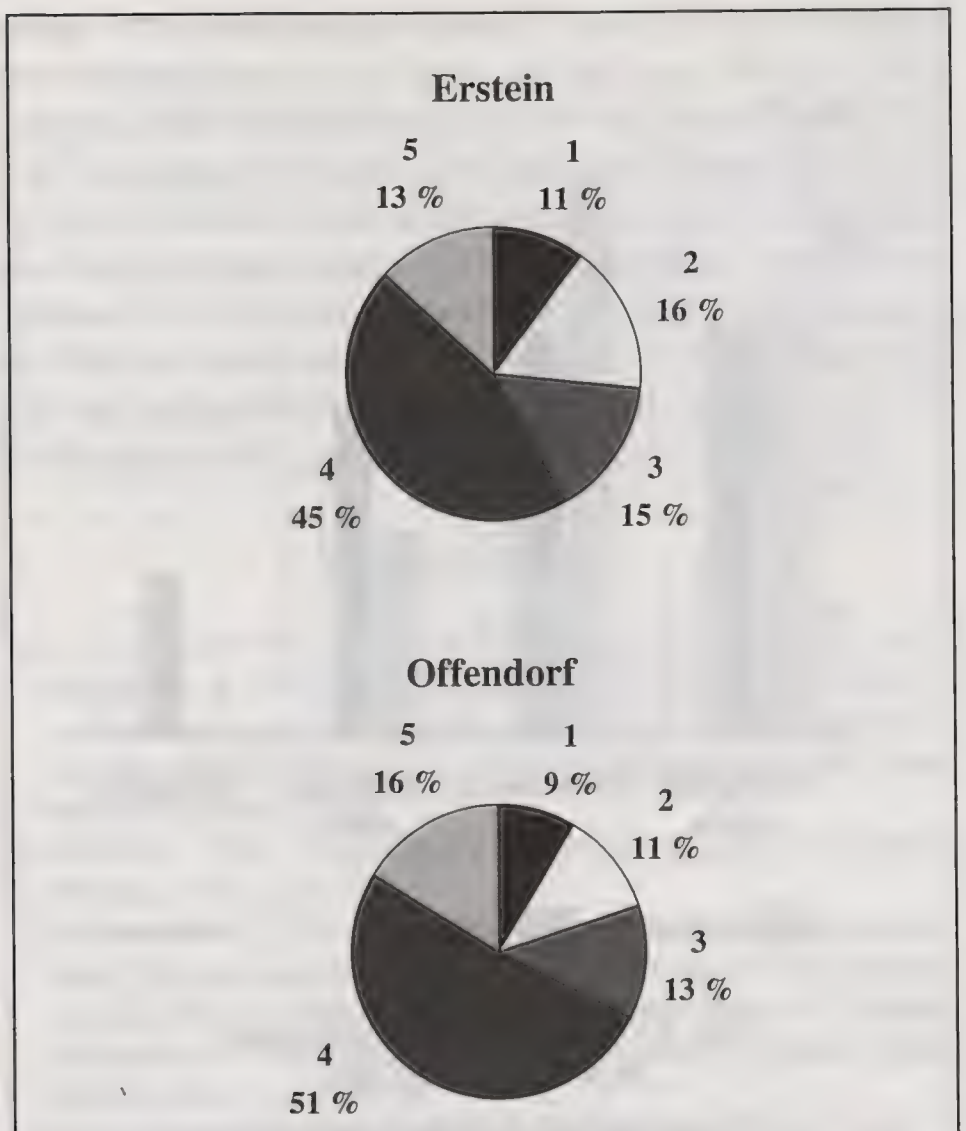


FIG. 2.– Spectre phytogéographique de la bryoflore.
Phytogeographical survey of the bryoflora.

1) élément boréal
2) élément montagnard
3) élément eury à sub-océanique
4) éléments tempéré
5) élément eury à sub-méditerranéen

• Le *Tortulo-Leskeetum polycarpae* V. Hübsch. 1952 s'illustre dans une communauté riche en *Leskea polycarpa, Orthotrichum affine, O. diaphanum* et *Zygodon rupestris*. Cette association, autrefois caractéristique de la zone inondable de la saulaie, semble avoir migré sous une forme plus xérophile depuis que la canalisation du Rhin a favorisé le développement des pleurocarpes du *Neckero-Anomodontetum* (PHILIPPI, 1974). Ce processus justifie peut-être l'absence d'hydrotropophytes comme *Tortula latifolia,* mousse caractéristique de la zone de battement et présente dans des écosystèmes encore sujets aux crues inondantes comme la réserve naturelle de Rhinau.

• Les communautés à *Orthotrichum* sont appauvries vis-à-vis de celles présentes dans les secteurs encore inondés : si les *O. affine, lyellii* et *tenellum* sont bien présents, *O. stramineum, schimperi* et *obtusifolium* sont en nombre très restreint. D'autres, comme *O. pallens*, manquent totalement.

Modifications hydrologiques

Hormis quelques communautés riches en *Cinclidotus riparius* ou *C. mucronatus*, ainsi que la sous-association à *Riccia fluitans* du *Lemnetum trisulcae* dans les eaux stagnantes, l'habitat aquatique bryophytique dans le Rossmoerder est excessivement pauvre (TAB. I). Il se limite dans sa plus grande partie aux seuls *Brachythecium rivulare, Amblystegium riparium* et *Rhynchostegium riparioides*. Paradoxalement, de nombreux seuils à cailloux roulés existent. Ils sont pourvus d'une végétation algale et phanérogamique typiquement oligomésotrophe à *Hildenbrandia rivularis*, *Potamogeton friesii* et *Berula erecta f. fluitans*. Dès lors, pourquoi n'existe-t-il pas, comme dans le Schützengiessen de la réserve d'Erstein, de beaux herbiers bryophytiques à *Fontinalis antipyretica, Chiloscyphus pallescens, Jungermannia atrovirens*...? Le caractère plurimodal de l'alimentation du Rossmoerder, dans lequel peuvent épisodiquement circuler des eaux de qualité variable (mésotrophe à eutrophe, avec présence de xénobiotiques), ainsi que l'envasement du thalweg lié à l'amenuisement de la dynamique fluviatile corrélatif à la canalisation du fleuve, jouent probablement un rôle particulièrement défavorable pour la bryoflore. Il est également possible que la restauration du réseau hydrographique, qui a conduit à une amélioration de la circulation de l'eau due au remplacement des passages busés par des ponts (KLEIN *et al.,* 1994), n'ait pas encore engendré de réimplantation bryophytique. Dans ce cadre, un suivi commun des phanérogames et des bryophytes est en cours (KLEIN *et al.,* 1995a).

Impact de la canalisation sur la dynamique géomorphologique

Dans les secteurs où subsistent les sapements de berges témoins de l'ancien pouvoir érosif du Rossmoerder, se développe une communauté originale à *Lophozia badensis, Pohlia melanodon* et *Pellia endiviifolia* (TAB. II), qui ne trouve pas de correspondance dans le synsystème de MARSTALLER (1993) et provisoirement appelée *Pohlio melanodon- Lophozietum badensis*. Strictement pionnière, elle dépend directement de la dynamique du cours d'eau. L'affaissement de la berge à la suite de la perte du pouvoir érosif de la rivière, lié à la diminution de la dynamique fluviatile, se traduit à travers la physionomie du groupement, qui s'enrichit en pleurocarpes (relevé 7). C'est pourquoi il est possible que l'amélioration récente de l'écoulement des eaux (KLEIN *et al.,* 1994) la favorise à court terme.

D'autre part, des zones de vasières se dégagent au cours des épisodes de basses eaux. Quelques éphémérophytes très intéressantes, comme *Physcomitrium eurystomum* et *Aphanorhegma patens,* y apparaissent sporadiquement. Cependant, la faible sédimentation, engendrée par une variation de niveau des eaux relativement réduite par

Source : MNHN

rapport à celle rencontrée dans les structures toujours directement liées au Rhin, induit rapidement une colonisation de phanérogames nitrophiles. Ce processus, auquel se conjugue une surdensité de grands mammifères, nuit aux associations cryptogamiques pionnières qui n'ont pas le temps nécessaire de se constituer. Cependant, les anciennes vasières liées à la dynamique géomorphologique des anciens chenaux rhénans sont encore fidèlement retracées par la bryoflore. Actuellement recolonisé par une moliniaie d'un grand intérêt floristique (KLEIN *et al.*, 1992), ce milieu abrite encore à Offendorf un taxon caractéristique des grandes vallées fluviales : *Ephemerum cohaerens*. Récolté en abondance par Schimper plus d'un siècle et demi auparavant en région strasbourgeoise (collections de l'herbier BR), il n'avait plus été revu en vallée rhénane alsacienne depuis lors (Frahm et coll., 1989) et est en voie de disparition à l'échelle européenne (Schumacker, 1992) après les travaux de canalisation généralisés de tous les grands hydrosystèmes.

Synthèse écologique et caractéristiques bryologiques du degré de connexion au fleuve

La caractérisation écologique de la relation entre la bryoflore et le degré de connexion avec le Rhin peut s'apprécier selon quatre gradients principaux : acidophilie et caractère montagnard, croissants avec le degré de déconnexion d'une part, nombres d'épiphytes et d'hélophytes décroissants avec l'importance de la déconnexion d'autre part (FIG. 3). La forêt d'Offendorf apparaît donc comme un système intermédiaire entre une forêt toujours inondable et une forêt alluviale totalement déconnectée de l'organe fluvial. La dérive de son statut alluvial est donc encore mitigée à l'heure actuelle, mais certaines mesures de gestion devraient être rapidement mises en place pour contrecarrer l'accélération du processus de déviance.

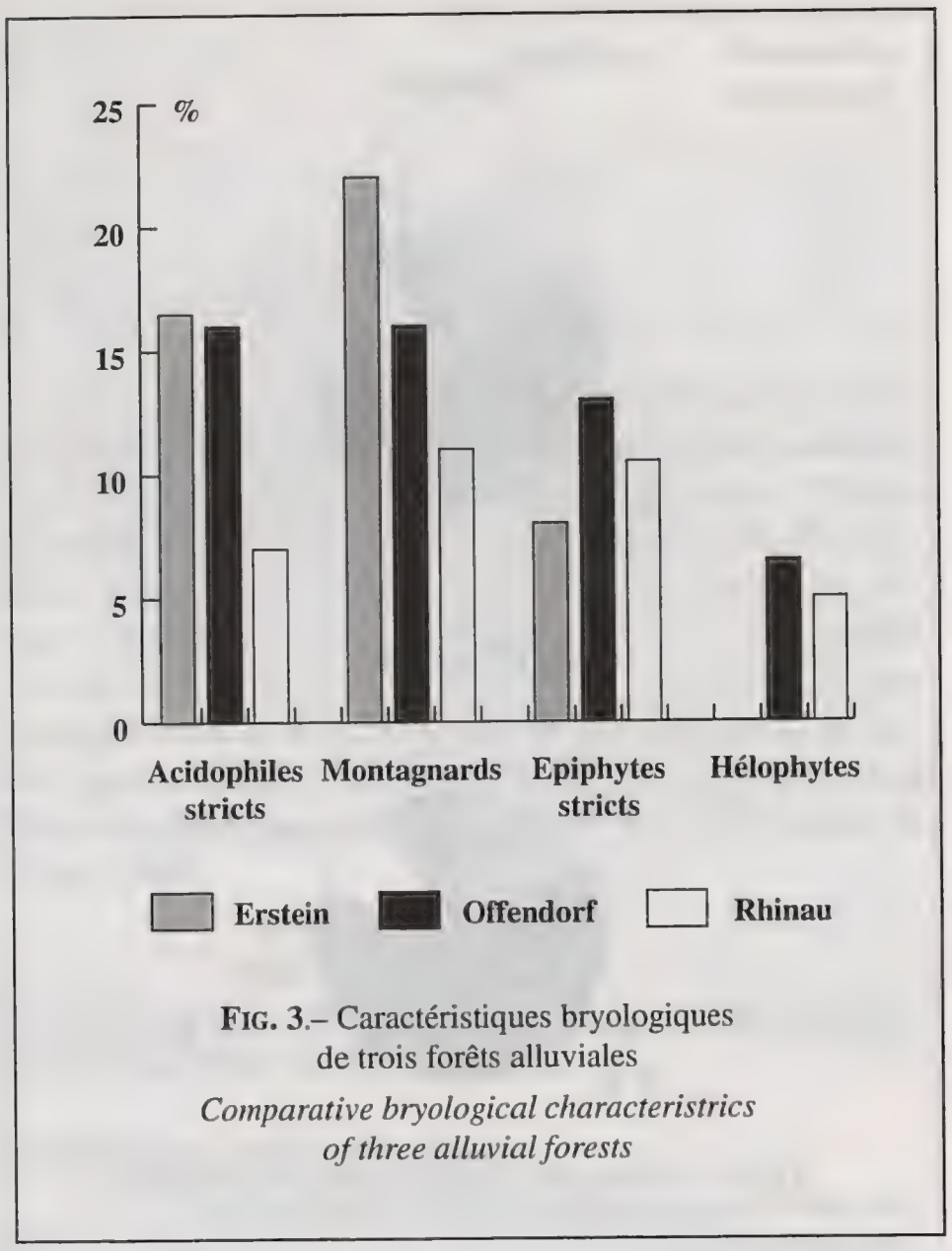


FIG. 3.– Caractéristiques bryologiques de trois forêts alluviales

Comparative bryological characteristrics of three alluvial forests

ELÉMENTS DE GESTION

A côté des opérations classiques de fauchage tardif des prairies humides et d'absence de gestion sylvicole sur la quasi-totalité de la surface forestière, la gestion de la réserve passe essentiellement par un redressement du statut alluvial du massif grâce à deux types d'interventions. Le premier s'axe autour de la remise en eau des cours d'eau colmatés par l'inhibition de la dynamique fluviatile et l'abaissement de la nappe phréatique consécutifs à la canalisation du Rhin. Ce processus devrait favoriser les communautés aquatiques actuellement très pauvres vis-à-vis de la mésotrophie des eaux qui les abritent. Par ailleurs, la redynamisation des cours d'eau va contribuer à refaçonner les berges actuellement en voie d'affaissement, et à y favoriser les communautés terricoles originales qui s'y développent.

Le second s'inclut dans le cadre d'une gestion de l'environnement qui dépasse largement le cadre de la réserve. Il consiste en effet à permettre la réinondation périodique et aléatoire du massif par les eaux du Rhin, sur le modèle d'autres projets comme les "polders" d'Erstein et de Fort-Louis (BURGÉAP, 1994 ; DISTER, 1985, 1986). La réinondation permettrait d'une part une réalimentation de la nappe, et la filtration des eaux de surface par la forêt alluviale d'autre part (SANCHEZ PEREZ *et al.*, 1993 ; TRÉMOLIERES *et al.*, 1991, 1994). En termes de bryoflore, la remontée de la nappe entraînerait la diffusion d'un mésoclimat plus favorable à l'épiphytisme et un battement de nappe plus important nécessaire aux groupements de vasières relictuels.

CONCLUSION

Les premières données bryologiques de la réserve naturelle d'Offendorf confirment la grande valeur patrimoniale de cet écosystème forestier. Elles permettent d'affiner la typologie et de mieux cerner le fonctionnement de la mosaïque alluviale. C'est pourquoi les informations écologiques données par la bryoflore sont prises en compte dans le cadre du plan de gestion de la réserve naturelle (PREISS & KLEIN, 1995). L'état initial de la bryoflore est d'autant plus important que le massif forestier d'Offendorf fait l'objet d'un programme de restauration écologique. Ce dernier vise à réhabiliter dans un premier

Source : MNHN

temps le réseau hydrographique. Dans un second temps, des réinondations de la forêt par les eaux du Rhin sont prévues pour contrecarrer la dérive du statut alluvial, qui s'est notamment illustrée par l'intrusion de taxons zonaux tel que le charme et par la disparition d'espèces pionnières de l'herpétofaune comme *Bombina variegata*. Le projet de réinondation du massif forestier d'Offendorf par les crues du Rhin est indispensable pour rétablir un fonctionnement alluvial comparable à celui de la réserve naturelle de l'île de Rhinau encore soumise aux débordements du fleuve.

BIBLIOGRAPHIE

ALSACE NATURE, Bund, IFARE, Conservatoire des Sites Alsaciens & WWF Aueninstitut, 1995.– Projet inter-Rhin : actions transfrontalières pour la protection, la restauration et la gestion intégrée des milieux naturels du Rhin supérieur entre Bâle et Karlsruhe, 24 pp.

BURGÉAP, 1994.– Expertise écologique du projet de polder d'Erstein (67). Lyon, 65 pp.

CARBIENER, R., 1970.– Un exemple de type forestier exceptionnel pour l'Europe occidentale : la forêt du lit majeur du Rhin au niveau du fossé rhénan. (*Fraxino-Ulmetum* Oberd. 53) Intérêt écologique et biogéographique. Comparaison à d'autres forêts thermophiles. *Vegetatio*, 20 : 97-148.

CARBIENER, R., SCHNITLZER, A. & WALTER, J.M.N., 1988.– Problèmes de dynamique forestière et de définition des stations en milieu alluvial. *Coll. Phytosoc.*,14 "Phytosociologie et foresterie" : 657-686.

CORLEY, M.F.V., CRUNDWELL, A.C., DÜLL, R., HILL, O. & SMITH, A.J.E., 1981.– Mosses of Europe and the Azores ; an annoted list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.*, 11 : 6O9-689.

CORLEY, M.F.V. & CRUNDWELL, A.C., 1991.– Additions and amendements to the mosses of Europe and the Azores. *J. Bryol.*, 16 : 337-356.

DÉCAMPS, H. & NAIMAN, R., 1989.– L'écologie des fleuves. *La Recherche*, 208 : 310-319.

DISTER, E., 1985.– Taschenpolder als Hochwasserschutzmaßnahmen am Oberrhein. *Geogr. Rundschau*, 37 : 241-247.

DISTER, E., 1986.- Hochwasserschutzmaßnahmen am Oberrhein-Ökologische Probleme und Lösungmöglichkeiten. *Geowissenchaften in unserer Zeit*, 4 : 194-203.

FRAHM, J.-P., et coll., 1989.– La bryoflore des Vosges et des zones limitrophes. Universität-Gesamthochschule-Duisburg, 125 pp. + cartographie non paginée.

GROLLE, R. 1983.– Hepatics of Europe including the Azores : an annoted list of species, with synonyms from the recent literature. *J. Bryol.*, 12 : 403-459.

KLEIN, J-P., CARBIENER, R., STEIMER, F. & TRENDEL, J.M., 1992.– Les réserves naturelles des forêts alluviales rhénanes d'Erstein et d'Offendorf : un patrimoine biologique européen. *Bull. Soc. Ind. Mulhouse*, 824 : 21-58.

KLEIN, J-P., 1992.– Premier inventaire de la flore vasculaire de la réserve naturelle d'Offendorf (Bas-Rhin, France). Bull. Ass. Phil. Als. Lorr., 28 : 57-77.

KLEIN, J-P., MAIRE, G., EXINGER, F., LUTZ, G., SANCHEZ-PEREZ, J.M., TREMOLIERES, M. & JUNOD, P., 1994.– The restoration of former channels in the Rhine alluvial forest : the example of the Offendorf nature reserve (Alsace, France). *Wat. Sci. Tech.*, 29-3 : 301-305.

KLEIN, J-P., ROBACH, F., VANDERPOORTEN, A. & TREMOLIERES, M., 1995a.– Spatio- temporal aquatic vegetation pattern in the former channels according to the isolation from the river Rhine. *Act. Bot. Gall.*, à paraître.

KLEIN, J-P., SANCHEZ-PEREZ, J.M. & TRÉMOLIERES, M., 1995b.– Management and conservation of the Rhine nature reserves in France. *Arch. Hydro.*, à paraître.

MAIRE, G. & SANCHEZ-PEREZ, J.M., 1992.– Influence des aménagements hydrauliques du Rhin sur le fonctionnement hydrologique des forêts riveraines d'Alsace : l'exemple du secteur de l'île de Rhinau. *Bull. Soc. Ind. Mulhouse*, 824 : 9-19.

MARGL, H., 1973.- Pflanzengesellschaften und ihre standortgebundene Verbreitung in teilweise abgedämmten Donauauen (Untere Lobau). *Verh. Zool. Botan. Ges. Wien*, 113 : 5-51.

MARSTALLER, R., 1993.– Synsystematische Übersicht über die Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Herzogia*, 9 : 513-541.

OBERDORFER, E., 1994.– Pflanzensoziologische Exkursionflora. 7. Auflage. E. Ulmer Verlag, 1050pp., Stuttgart.

PAUTOU, G. & DÉCAMPS, H., 1985.– Ecological interactions between the alluvial forests and hydrobiology of the upper Rhone. *Arch. Hydrobio.*, 104 :13-37.

PAUTOU, G., 1992.– Les interactions espace-temps dans les hydrosystèmes fluviaux. In Actes du Séminaire *"Gestion et restauration des miulieux fluviaux,"* (Mulhouse, 12/6/1992), Conférence Permanente des Réserves Naturelles : 26-34.

PHILIPPI, G., 1972.– Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim.– *Beitr. Naturk. Forsch. S.W. Deutschland*, 31 : 5-64.

PHILIPPI, G., 1974.– Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergiessen bei Kappel- Oberhausen. In Das Taubergiessen, eine Rheinauenlandschaft. *Landestelle für Naturschutz und Landschaftpflege* : 193-208.

PREISS, F. & KLEIN, J.-P., 1995.– Plan de gestion de la réserve naturelle d'Offendorf. Conservatoire des Sites Alsaciens. Direction Régionale de l'Environnement, 95pp.

RASTETTER, V., 1981.– Quelques bryophytes rares ou méconnus de la plaine d'Alsace et des Vosges. *Bull. Assoc. Phil. Als. Lorr.*, 18, 43-64.

SANCHEZ PEREZ, J.M., TRÉMOLIERES, M., SCHNITZLER, A., BADRE, B. & CRABIENER, R., 1993.– Nutrient content in alluvial soils submitted to flooding in the Rhine alluvial deciduous forest. *Acta Œcologica*, 14 : 371-387.

SCHNITZLER, A. & CARBIENER, R., 1993.– Les forêts galeries d'Europe. *La Recherche*, 255 : 694-701.

SCHNITZLER, A., 1994.– Conservation of biodiversity in alluvial hardwood forests of the temperate zone. The example of the Rhine valley. *Forest Ecology and Management*, 68 : 385-398.

SCHUMACKER, R,. 1992.– Endangered bryophytes in Europe : a critical approach, with an appendix by R. Schumacker and R. Düll : preliminary lists of threatened (EX, E, V, Sensu I.U.C.N.) bryophytes in E.E.C. countries including Macaronesia. *Lejeunia*, N.S., 139, 16+3 pp.

SERVICE DE LA NAVIGATION DE STRASBOURG, 1995.– *Restauration des écosystèmes rhénans. Proposition de programme pour la restauration d'anciens bras du Rhin.* Strasbourg, 21 pp.

TRÉMOLIERES, M., CARBIENER, D., CARBIENER, R., EGLIN, I., ROBACH, F., SANCHEZ PEREZ, J.M., SCHNITZLER, A. & WEISS, D., 1991.– Zones inondables, végétation et qualité de l'eau en milieu alluvial rhénan : l'île de Rhinau, un site de recherches intégrées. *Bull. Ecol.*, 22 : 317-336.

TRÉMOLIERES, M. ROECK, U., KLEIN, J.-P & CARBIENER, R., 1994.– The exchange process between river and groundwater

Source : MNHN

on the central Alsace floodplain (Eastern France) : II. The case of a river with functionnal floodplain. *Hydrobiologia,* 273 : 19-36.

VANDERPOORTEN, A. & KLEIN, J.-P., 1996.– Bryophytic vegetation in riparian forests for an improved assessment of the connectivity between the Rhine and its floodplain (Alsace, France). en prép.

VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE, P., 1995.– évaluation bryologique d'un projet de reinondation par les crues du Rhin : l'exemple de la réserve naturelle d'Erstein (Alsace, France). *Belg. Journ. Bot.*, 128 : 139-150.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The alluvial areas are progressively understood as functional systems directly linked to their hydrographical network (DÉCAMPS & NAIMAN, 1989 ; PAUTOU, 1992 ; SCHNITZLER, 1994 ; SCHNITZLER & CARBIENER, 1993). In Alsace, works of hydrological and ecological engineering have began (KLEIN *et al.,* 1994) ; they aim at restoring the functionality of the alluvial forests. Within this framework, bryological studies based on two phytosociological tables and a list of 125 taxa have been done in the nature reserve of Offendorf ; this alluvial forest is presently disconnected from the Rhine since 1977 (FIG. 1). It can but be partly overflooded by the water table, which is influenced by the Rhine level.

RESULTS

Current state of the bryoflora

The current state of the bryoflora can be summarised as follows :

- about 60 % of the 125 taxa are characteristic of the alluvial forest, and about 20 % grow in by man disturbed areas (TAB. I);
- the hydrographic network is very poor in bryophytes (only 8 aquatic taxa).

Structure and distribution of the epiphytic systems

Two gradual processes can explain the distribution of epiphytic communities : chemical and physico-chemical reaction of the bark on the one hand, hygrophilous tendencies of blyophytes on the other hand. Now the fall of the water table together with the disappearance of the floods, linked to the canalization of the Rhine (MAIRE & SANCHEZ-PEREZ, 1992), have had two important consequences on the biotop : the mesoclimate has become drier, and the basic alluvium are not brought any more. According to these processes, three main epiphytic cryptogamic vegetation can be distinguished : the hygrophilous basiphilous communities of the *Neckero-Anomodontetum homalietosum* (TAB. II) occur on low humid willow forest along the rivers and in dips ; the communities of the *Neckero-Anomodontetum typicum* together with aerophilous communities occur in the hardwood forest ; acidiphilous and less exuberant communities dominated by Dicranaceae *(Dicranum montanum, D. scoparium)* occur in the rain tracks of the bark of the beech and the oaks of the central, driest part of the forest.

DISCUSSION

Bryological assessment of the alluvial forest of Offendorf

Both rarity and diversity of bryophytes have been used to evaluate the bryoflora in Offendorf. The results show on the one hand that three species (*Ephemerum cohaerens, Physcomitrium eurystomum* and *Fissidens monguillonii*) are rare and threatened in Europe (SCHUMACKER, 1992). On the other hand, the diversity of the bryoflora is comparable with this of much bigger forests. The diversity of bryophytes can be understood as a consequence of the diversity of forest types according to the former and the current Rhine influences. It must be but understood as a consequence of human influence too. Then these data have to be completed with taxa that have a narrow ecology and that can be used as indicators of the forest functioning.

The modification of the alluvial status of the foret : consequences for the bryoflora

The bryoflora of Offendorf has been evaluated from an ecological point of view by comparison with two others Rhine systems : the island of Rhinau is still overnooded almost every year, whereas the forest of Erstein is totally disconnected from the river for about 30 years. Four ecological parameters have been considered (FIG. 3) : percentage of acidiphilous and orophilous species, increasing with the disconnexion, percentage of epiphytic and helophytic species increasing with the connectivity. According to these data, the forest of Offendorf appears as an intermediate case. Some particular examples can moreover be emphasised : First, the orophilous liverwort *Riccardia palmata* seems to be favoured by the influence of cold phreatic springs on the mesoclimate of totally disconnected areas, that is why it is rather abundant along the river in Erstein, rare in Offendorf, and absent in Rhinau. Second, the persistence of species belonging to slimy areas linked to the Rhine dynamics must be underlined ; those species, as for example *Physcomitrium eurystomum* or *Ephemerum cohaerens*, indicate the presence of a former arm of the Rhine disconnected for about 20 years. Thus the preservation of such species, as well as the conservation of communities of banks (Tab. III) is now directly dependent of the management of the reserve, that aims at recreating the former conditions.

Some remarks about the management of the reserve

Together with "classic" operations such as the mowing of the grasslands and the absence of forestry, the management of the forest should be based on the re-establishment of a stronger alluvial status. Within this framework, the restoration of the former channels that silt up has been recently executed (KLEIN *et al.,* 1994). On the other hand, a project of flooding by the river is presently studied. It follows ecological (dynamic of the ecosystem), hydrological (feeding of the water table) and hydraulic (retention of the Rhine waters during the biggest floods) aims.

Source : MNHN

Ecologie, t. 26 (4) 1995 : 225-241

PHENOTYPIC PLASTICITY, POLYMORPHISMS IN VARIABLE ENVIRONMENTS AND SOME EVOLUTIONARY CONSEQUENCES IN PHORETIC MITES (ACARINA) : A REVIEW*

Françoise ATHIAS-BINCHE

Laboratoire Arago, Université Paris VI/L.A. CNRS 117 Département d'Écologie Evolutive
BP 44 F- 66651 Banyuls sur Mer cedex, France.

SUMMARY
(review paper)

Phenotypic plasticity is vital in unpredictable habitats. Among others, phoretic dispersal, i. e. the use of an heterospecific animal for transport, animal allows to escape from disturbed conditions.
Initiation of phoretic behaviour is condition-sensitive, cued by environmental causes or host activity. In the case of sedentary/phoretic polymorphism, the appearance of phoretomorphs is also epigenetic. Production of phoretic alternates may sometimes involve combined-switches. Though behavioural plasticity is not genetically fixed, genotypes allowing such variability are avantageous in varying environments.
As the phoront is a founder in colonizing a new environment, it may open new evolutionary tendencies. Selections intervening in the recognition of an appropriate carrier play a prevalent role in speciation through host/phoront specificity.

KEY WORDS : Dispersal strategies - Plastic behaviour - Polymorphisms.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

PLASTICITÉ PHÉNOTYPIQUE ET POLYMORPHISMES DANS LES HABITATS FLUCTUANTS, QUELQUES CONSÉQUENCES ÉVOLUTIVES. LE CAS DES ACARIENS PHORETIQUES (ACARINA).
La plasticité phénotypique est vitale dans les milieux imprévisibles. Entre autres, l'émigration phorétique, qui utilise un autre animal comme vecteur, permet de fuir des perturbations.
Le déclenchement de la phorésie est conditionnel, dépendant des facteurs du milieu ou de l'activité de l'hôte. L'apparition du phorétomorphe en cas de polymorphisme sédentaire/phorétique est aussi épigénétique. La production de l'alternatif phorétique peut être parfois gérée par une combinaison génotype environnement. Bien que la plasticité soit épigénétique, les gènes qui la favorisent sont avantageux dans les habitats fluctuants.
L'alternatif phorétique peut coloniser des sites neufs et donc ouvrir de nouvelles voies évolutives. Les pressions jouant dans le choix d'un hôte adéquat peuvent mener à des isolements par spécificité hôte/phorétique.

MOTS CLÉS : Stratégies de dispersion - Plasticité du comportement - Polymorphismes.

INTRODUCTION

Phenotypic plasticity is the capacity of one genotype to be expressed morphologically, physiologically or behaviourally, in more than one alternative form. The expression of certain alleles, thus alternate trait(s), depends not on the genotype, but on circumstances. WEST-EBERHARD (1989) argued that, among social bees, evolution of the origin of such plasticity occurred through pleitropic genes (i.e. having more than one phenotypic effect, which could be revealed in function of environmental conditions (STEARNS *et al.*, 1991 ; MICHALAKIS *et al.*, 1992 ; ATHIAS-BINCHE, 1994 b), and conditional changes rather than by allelic replacement. The example of phoretic mites may confirm her hypothesis, though the origin of plasticity in the case of Acarina is mostly attributed to the constraints encountered in varying environments, and not to social structure of the population.

* Manuscrit reçu le 20 mars 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 5 janvier 1996

Source : MNHN

Indeed, phenotype plasticity is avantageous in unpredictable habitats. Emigration, a highly adaptive conditional trait, constitutes notably a prevalent response towards habitat deterioration or risks of extinction. This is a general trend which is encountered in many organisms : the effort of dispersion increases according to the instability or the heterogeneity of the habitats (LEVIN *et al.,* 1984).

CROZIER (1991), concerning "the genetic evolution of flexible strategies", thought that readers of WEST-EBERHARD could imagine that evolution may proceed epigenetically. The example of phoresy allows us to illustrate this problem and may offer some arguments for epigenetic regulation of initiation of migrations while, obviously, evolutionary phenomena of speciation and adaptation are assumed to take place with genetic changes.

Phenotypic plasticity may be expressed under various patterns, and it affects usually a single life stage (CLARK, 1976). Most of the different categories of variability listed by WEST-EBERHARD (1989) are encountered in phoretic mites. They can be summarized as follows :

- Conditional (condition-sensitive): the alternative adopted by certain individuals depends on environmental conditions.
- Polymorphism : the existence of morphologically distinct alternatives in a population.
- Alternative phenotypes : two or more forms are exhibited in the same life stage but not simultaneously expressed in the same individual.
- Allelic switch : the alternative adopted by an individual depends on the allele(s) present at one or more genetic switch loci (apparently not observed in phoretic mites).
- Combined switch : the alternative adopted depends on a combination of allelic and environmental factors.
- Polyphenism : the existence of environmentally cued alternative phenotypes in the same instar. It is a continuous reaction norm (for instance wing dimorphism in insects or size of the thorax in *Drosophila* (SCHEINER & LYMAN, 1991; MORAN, 1992). This is apparently not observed in phoretic mites.

Heritability of the phenotypic plasticity and polymorphisms is a question at present very debated (CLARK, 1976). As often noted, however, when these studies concern reaction norms, the results may be puzzling, because the responses may be complicated by developmental, morphological or mechanical constraints (SAUER & BAUMANN, 1991; SCHEINER & LYMAN 1991; THOMSON, 1991 ; MORAN, 1992). In phoretic mites, the successive postembryonic stages are well recognizable and phoronts exhibit often distinct morphological adaptations for attachment to an host. This allows an easy identification of these alternates. In addition, phoretic migrations constitute a discrete *"all or nothing"* response and not a continuously distributed series of phenotypes. This may facilitate the interpretation of the observations.

The present mini-review sets out the various types of plasticity encountered in phoretic mites. Phoresy induces two fundamental kinds of consequences : it affects on the one hand the behaviour, and on the other hand the morphology and the physiology.

The aim of the present paper is to show how and why phenotypic plasticity is vital in unpredictable habitats. Some evolutionary consequences of phoresy are exposed, especially how such plasticity may act on the processes of isolation. The fact that the phoretic dispersal strategy needs the use of an heterospecific host plays also a role in isolation mechanisms. Acari, a group which exhibits an extraordinary ecological biodiversity, offer many examples illustrating these topics.

PHORESY IN MITES

Phoresy is a phenomenon in which one animal, the phoront, actively seeks out and attaches to another animal, the host, for transport. Phoronts are quiescent during travel. Foraging and reproduction will start again after arrival in an adequate site (FARISH & AXTELL, 1971; ATHIAS-BINCHE, 1991, 1994 a; HOUCK & OCONNOR, 1991). Phoresy is vital in mite species, wingless and small animals, which have colonized ephemeral or scattered microhabitats, such as carrion, dung, rotten fruit, dead wood, tree holes, small ponds, manure piles, nests of arthropods and vertebrates... The use of an heterospecific animal for dispersal is the original feature of the phoretic strategy, which constitutes a temporary symbiosis at its origin (ATHIAS-BINCHE, 1990).

Phoretic mites occur in association with vertebrates and invertebrates. Nidicolous species are frequent on mammals and birds, while the rest of phoretic mites are mostly associated with arthropods, especially insects. As for parasites, the host/phoront relationships may be more or less narrow, varying from euryxeny to steno- and monoxeny. In the course of evolution of specificity towards an host, phoresy may lead to permanent association, the relationships becoming then mutualistic or parasitic (ATHIAS-BINCHE, 1991; ATHIAS-BINCHE & MORAND, 1993).

Acari constitute a diphyletic group (TAB. I). The Anactinotrichida being less numerous than Actinotrichida. As shown in table I, phoresy appeared independently in

Source : MNHN

several taxonomically distant groups. Phoresy evolved often towards parasitism, while conservative groups remain mostly free-lived.

TABLE I.– The higher taxonomic groups of Acari (from Krantz, 1978) and main ecological features. In brackets, EVAN's nomeclature (1992). L: free-living group, S: soil inhabiting group, P: parasitic forms frequent, PH: phoretic forms frequent, W: sea or fresh water inhabiting group, E: epigeous, above ground group.

ANACTINOTRICHIDA						
Opilioacariformes (Notostigmata)	L	S				
Parasitiformes						
Holothyrida (Tetrastigmata)	L	S				
Gamasida (Mesostigmata)						
Gamasina	L	S	PH	P		
Uropodina	L	S	PH			
Ixodida (Metastigmata)				P		
ACTINOTRICHIDA						
Actinedida (Prostigmata)						
Alycina (Endeostigmata)	L	S				
Promata						
Eupodoidea	L	S				
Tydeidoidea	L	S				
Ereynetidoidea	L	S		P		
Bdelloidea	L	S				
Labidostommoidea	L	S				
Cheyletoidea	L	S	PH	P		
Raphignathoidea	L	S				
Caeculidoidea	L	S				
Anystoidea	L	S		P		
Halacaroidea	L				W	
Tetranychoidea	L					E
Eriophyioidea	L					E
Thrombidida	L	S		P		
Thrombididoidea (incl. Trombiculidae)						
Erythraeoidea						
Hydracaridida	L		PH	P	W	
Tarsonemina (Heterostigmata)			PH	P		E
Acaridida (Astigmata)						
Acaridia						
Acaridoidea	L	S	PH	P		
Canestrinioidea				P		
Anoetoidea	L	S	PH		W	
Psoroptidia (incl. Sarcoptoidea)				P		
Oribatida (Cryptostigmata)	L	S				

The postembryonic development of mites comprises four or five instars, i.e. larva, two or three nymphal stages and adult (FIG. 1, 2). In Tarsonemina, which constitute a relatively highly derived group of Actinotrichida, the development is considerably abbreviated, the larva transfoms directly in adult (KALIZSEWSKI *et al.*, 1995; FIG. 2 : 5).

Only one life stage is specialized for phoresy: this is the larva in Hydracarina, the deutonymph in Uropodina, some Gamasina and the Acaridida, and the adult female in many Gamasina and all Tarsonemina (ATHIAS-BINCHE, 1990, 1994a; FIG. 1-2).

Morphological adaptations for phoresy are various and not homologous among the different groups of Acari.

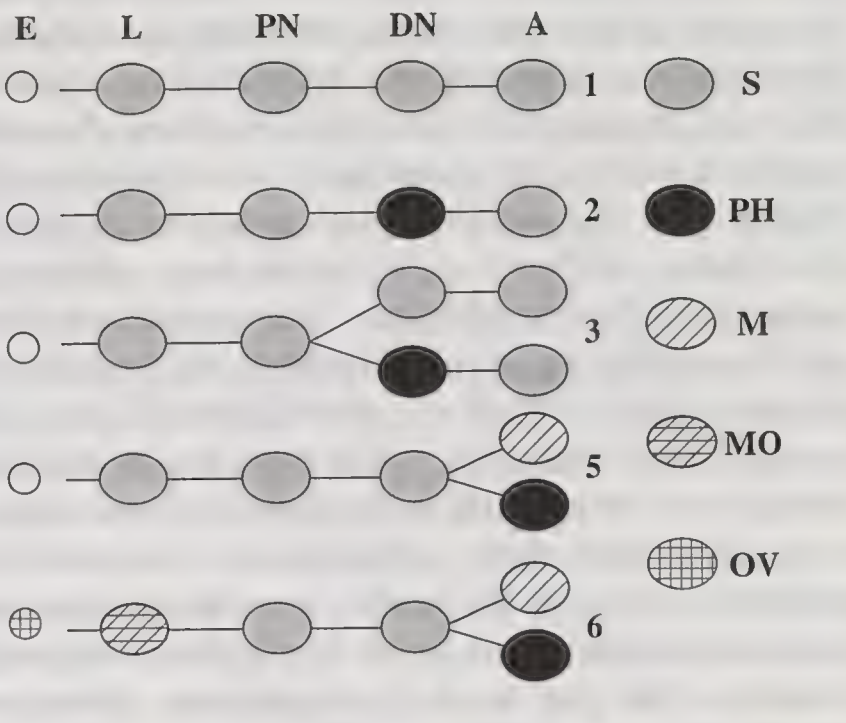


FIG. 1.– Postembryonic developments in Anactinotrichida.
S: sedentary stage, PH: phoretic stage, M: sedentary male, MO: in ovo moult, OV: ovolarviparity. E: egg, L: larva: PN: protonymph, DN: deutonymph, A: adult.
1: non phoretic form, free living in soil, 2-3: Uropodina, deutonymph phoretic, 2: phoretic heteromorphic deutonymph (examples: *Neoseius novus*, family Parasitidae within Gamasina), 3: bimorphic deutonymphs (ex. *Allodinychus flagelliger*), 5-6: Gamasina, phoretic females, 5: normal development (ex. most of the Gamasina, bimorphic females may sometimes exist, as for *Antennoseius janus*), 6: abbreviated development (Ex. *Varroa jacobsoni* and, under certain conditions, some Macrochelidae). Redrawn from ATHIAS-BINCHE (1987).

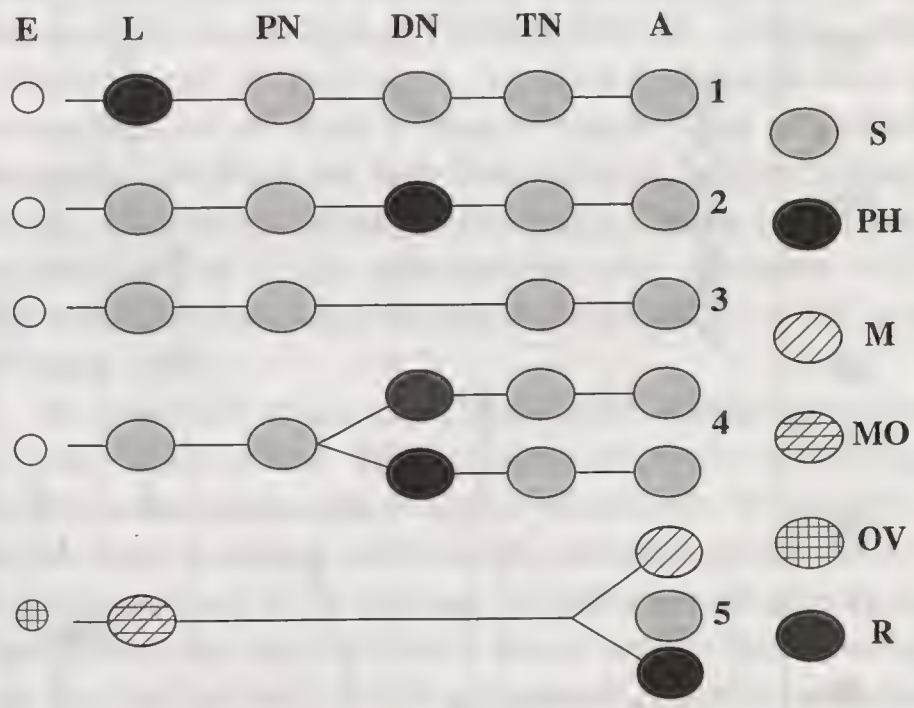


FIG. 2.– Postembryonic developments in Actinotrichida.
Same legend as in figure 1, except TN: tritonymph, R: resting stage.
1: Hydracarina: phoretic larva on immature insects, becoming parasitic of the imago, 2-4: Acaridida, 2: facultative phoretic deutonymph (hypopus) (example: *Lepidoglyphus destructor*), 3: direct development (ex. *L. destructor*), 4: bimorphic hypopi (ex. *Alabidopus asiaticus* , which also combines life cycles 2 and 3), 5: Tarsonemida, phoretic female and abbreviated development, the case of bimorphic females (ex. *Pediculaster flechtmanni*). Redrawn from ATHIAS-BINCHE (1994 a).

Source : MNHN

Such improvements are more or less remarkable. Gamasina, which attach to an host seta by chelicerae or claws, show usually only few morphological adaptations. Phoretic deutonymphs of some gamasine Parasitidae exhibit a more sclerotized body, or robust legs II. In Hydracari, the adaptations concern mostly the mouthparts ; the larva sticks on the host cuticle by the mean of an adhesive substance. Tarsonemine Scutacaridae and Pyemotidae are often bimorphic : the forelegs of the phoretic adult female (= phoretomorph) has a claw enlarged for attachment, while the claw is much more smaller, or even absent, in the sedentary phenotype. In uropodid deutonymphs, adaptations affect mainly the posterior region of the body : specialized anal glands produce a pedicel glued on the host surface and particular sensory setae play a role in attachment. The acaridid deutonymph is a highly modified stage which differs dramatically from the other instars. The body is sucker-shaped, smooth, the cuticle is thick, ventral suckers or grasping organs allows fixing. The rostrum is reduced in a mouthless organ, but it possesses sensory setae used for host seeking. This highly heteromorphic life-stage is usually termed hypopus. The production of this deutonymph is often facultative ; otherwise the development is abbreviated, the protonymph transforms directly in tritonymph (FIG. 2 : 2-3).

PHORESY IS NECESSARILY A CONDITION-SENSITIVE PLASTIC BEHAVIOUR

One can distinguish three kinds of phoretic migrations : they may be facultative, seasonal or cyclical. Seasonal and cyclical phoresies are obligatory migrations, which take place regularly, each generation or each year (ATHIAS-BINCHE, 1984, 1990, 1994 a). The cues initiating the production of phoretic alternates, the behaviour of seeking for an host and the final attachment may differ according to these categories.

Facultative phoresy

Facultative phoresy is induced either by density dependent factors, in particular overcrowding, or by

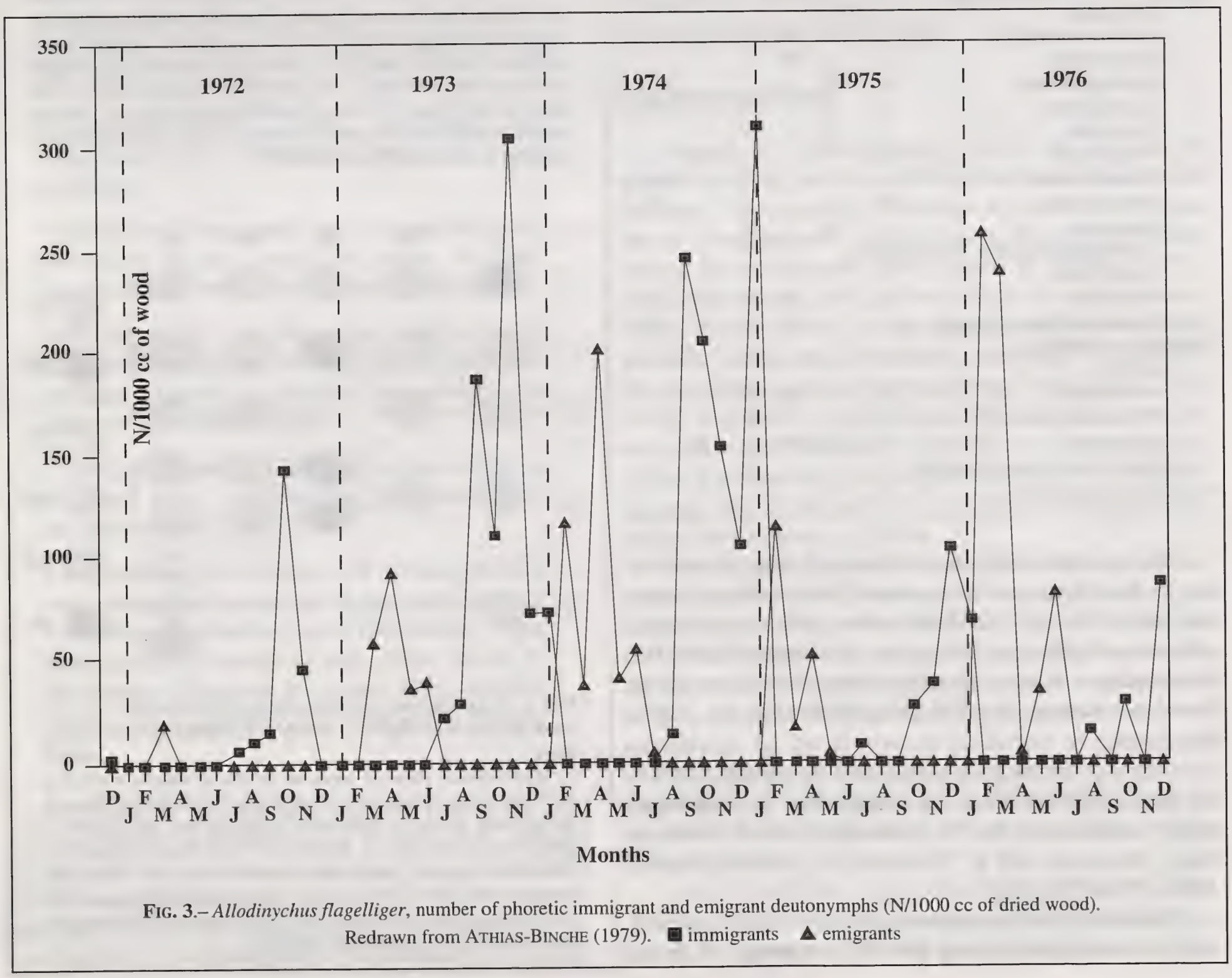


FIG. 3.– *Allodinychus flagelliger*, number of phoretic immigrant and emigrant deutonymphs (N/1000 cc of dried wood). Redrawn from ATHIAS-BINCHE (1979). ■ immigrants ▲ emigrants

Source : MNHN

changes in environmental conditions, such as loss of food, air dryness or any local degradation. Facultative phoronts are often euryxenous, seeking for any moving or flying objects available in the natal site, especially when the conditions suddenly deteriorate. Facultative phoresy exists in many Acari, but it is particularly frequent in Acaridida.

Seasonal phoresy

Obligate seasonal migration is frequent in long-existing substrates, such as dead wood, manure, ponds, rivers, tree holes or cave guano. Phoretic behaviour may be initiated by climatic factors, themselves acting on the activity of the carriers. For instance, emigration in the bark-dwelling Uropodina, *Allodinychus flagelliger*, occurs in spring, at the moment of the emergence of young winged adults of xylophagous insects (ATHIAS-BINCHE, 1979, 1993). Initiation of the emigration is conditional, because the precise date of emergence of phoronts varies from one year to another. For instance, the peaks of arrival of immigrants occurred in October during the year 1972, in November in 1973 and in January in 1974 (FIG. 3). On the other hand, the departure of the emigrants is more or less precocious according to the years. Similarly, hydracarid larvae seek for preimaginal aquatic insects during spring (CASSAGNE-MÉJEAN, 1966). The acaridid *Naidacarus arboricolus*, living in water-filled tree holes, is specifically associated to a syrphid fly *Mallotta sp.* (FASHING, 1976, 1977). Phoronts are produced at the beginning of summer, when the female flies lay their eggs in tree holes. According to FASHING, initiation of the phoretic behaviour seems to be due to summer dryness and the fly movements. Environmental regularly clocked events may also act, such as in the acaridid *Hericia hericia,* which inhabits sap flux on trees. Production of hypopi takes place when maximum sap is flowing and is rich in carbohydrates. This time corresponds to the oviposition period for coleopteran Nitidulidae hosts that visit this site (FASHING, 1991).

Cyclical phoresy

In case of cyclical phoresy, the life cycle of the mite species is highly correlated to the host phenology. When associated to insects, phoronts usually disembark at the moment of the female-host oviposition. Then, mites attack host's progeny or feed on resources provided by its nest (ATHIAS-BINCHE, 1990). The juvenile mites develop and the phoronts are born at the moment of the imaginal moult of the future carrier. Thus, host-emitted cues induce not only phoretic migration, but regulate also the postembryonic development. Cyclical phoresy constitutes the term of an evolution starting from temporary symbiosis to continuous association with an host

Synchronization is controlled by some events affecting the host. The stimuli are often chemical, either olfactory or nutritional. Of course, these signals have to be specifically recognized by the associated mite species. This supposes therefore a high degree of specificity towards a taxonomic group of hosts (stenoxeny) or even one host species (monoxeny). For instance, some gamasine macrochelids associated to geotrupine beetles, when entering the phoretic phase, become sensible to the odour of host's secretions : indeed, washed insects become not attractive (KRANTZ & MELLOT, 1972). Laboratory bioassays have verified that the response of the gamasid *Macrocheles mycotrupetes* is chemically mediated by a dihydroxy wax ester of cuticle of its scarab host (KRANTZ *et al.,* 1991). In the acaridid *Ensliniella parasitica*, associated with the wasp *Lionotus delphinalis,* hypopi detach when the wasp lays its eggs. The next moult occurs only after the larval hatching of the host, then the mites climb on the larva, feeding on its exudates, without apparent harmful effect to the host (COOREMAN, 1961). Such a consumption of the host's metabolites is termed paraphagy (DINDAL, 1975). Many cyclical phoretic forms are probably paraphagic during at least a part of their life cycle.

Paraphagy may finally lead to parasitism, such as in the gamasine *Varroa jacobsoni,* the bee parasite. The adult female mite moves phoretically on bee workers, then disembarks in an open cell containing an host egg. The mite attacks when the bee attains the larval stage, then it lays its eggs after engorgement. The progeny develops and mates, adult daughters afterwards attach to the host at the moment of its emergence (ATHIAS-BINCHE, 1994a). The development of *Varroa* is regulated through direct consumption of host's haemolymph. The juvenile hormone (III) from the host intervenes in the functioning of the neurosecretions of the mite. There is a clear synchronization of the reproductive cycle of *Varroa* with the metamorphosis and hormonal regulation of the bee (HÄNEL, 1986).

In acaridid mites associated with vertebrates, the signals which induce the activation of phoronts consists usually in the production of sexual pheromones or prolactin, and/or host maternal activities (LUKOSCHUS *et al.,* 1981). Hypopi are born at the moment of host's sexual activity or parturition : this allows them to infect another host. During the rest of the year, the development is direct, without hypopi, the individuals are free living in the host's nest (TADKOWSKI & HYLAND, 1979 ; Fig. 4). Not surprisingly, cyclical phoretic species are steno- or monoxenous forms.

As it was seen, in general the initiation of phoretic behaviour constitutes a response to certain stimuli which take place accidentally or regularly (ATHIAS-BINCHE, 1994b). Such activation is not genetically fixed, because migration must appear at the appropriate moment. These cues may be exogenous (environmental conditions, host's phenology and behaviour) or density-dependent.

Source : MNHN

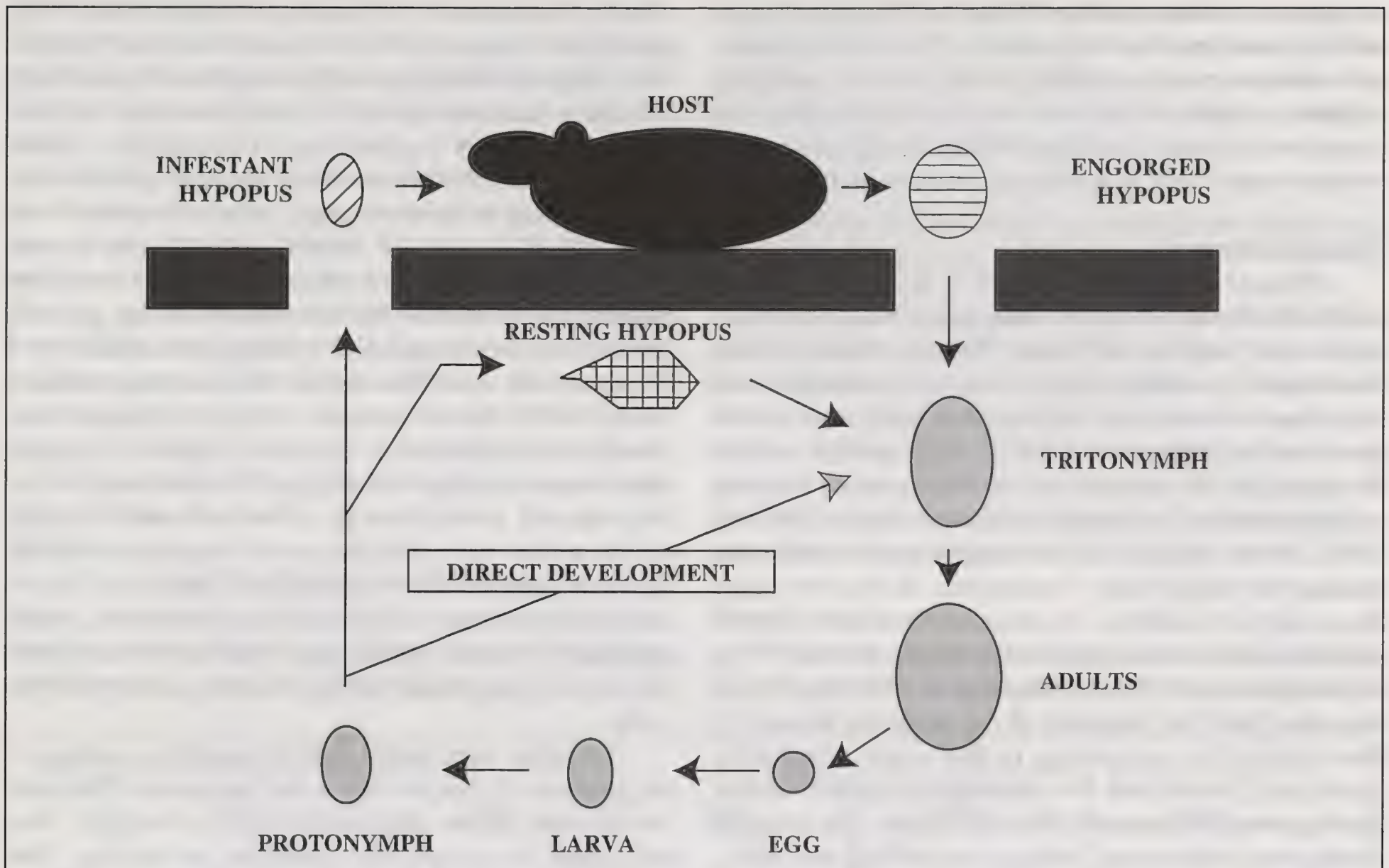


FIG. 4.– *Alabidopus asiaticus* life cycle. The protonymph may moult either in an infestant or resting hypopus, or may transform directly in tritonymph. After its engorgement in the hair follicle of the host, the hypopus detaches and produces a tritonymph in the host's nest. Redrawn from LUKOSCHUS *et al.* (1981).

POLYMORPHISMS AND ALTERNATIVE PHENOTYPES

In some Uropodina, Tarsonemina, Gamasina and Acaridida, the same life-stage may be expressed under a sedentary morph and a phoresy-adapted phenotype, usually termed phoretomorph (FIG. 1: 3; FIG. 2 : 5). As stated above, such polymorphism can occur only in rather long-existing habitats. The sedentary phenotypes insure the dynamics of the local deme and may mate whit exogenous immigrants. On the other hand, in mite species which inhabit ephemeral habitats, doomed to disappear, the whole population must escape and only phoretic morphs are observed. It is the case for instance in necrophilous mites frequenting small carcasses (ATHIAS-BINCHE, 1979, 1993; ATHIAS-BINCHE & HABERSAAT, 1988; ATHIAS-BINCHE *et al.* 1992).

The phoretomorph may differ from the sedentary morph only by its behaviour, its physiology or its sexuality (ATHIAS-BINCHE, 1987, 1989b). For instance, the phoretic females of some macrochelids are viviparous : a protonymph may hatch directly from the egg, while sedentary phenotypes are oviparous (FILIPPONI & FRANCAVIGLIA, 1963 ; FIG. 1 : 5-6). Morphological adaptations described above are obviously more visible, such as enlarged claws in pyemotids and scutacarid Tarsonemina or anal specializations in Uropodina...

In some acaridid parasites of mammals or osmid bees, the hypopus, itself an alternate, may be expressed as a phoretic infective morph or a resting encysted phenotype, able to wait for a new host in an abandoned nest (FAIN, 1966). It is the case for instance of *Alabidopus asiaticus,* which lives in the nest of rats in Malaysia (LUKOSCHUS *et al.,* 1981 ; FIG. 2: 4; FIG. 4). Dimorphic hypopi were also documented in the acaridid genus *Hericia* inhabiting sap-flux (FASHING, 1991). The phoretic morph disperses for colonization of new trees, while the sedentary active hypopus stays-at-home on the native tree to await the next year's sap-flux. Production of sap-flux may recur each summer for several years, thereby providing a seasonal, but predictable habitat.

Initiation of the phoretomorph production is usually environmentally cued. For example, the tarsonemid

Source : MNHN

Pediculaster flechtmanni (Pygmephoridae) which invades mushroom cultures, exhibits a pronounced polymorphism between phoretic and sedentary females, differing from one another in behaviour and structure (CROSS & KALISZEWSKI, 1989). The proportion of phoretomorphs daughters increased as culture medium aged, while the populations regularly transferred in fresh medium produced almost only sedentary phenotypes (FIG. 5). The production of sedentary or migratory daughters does not depend on the mother's phenotype : the mothers produce alternative morphs in function of the local conditions. In a similar manner, females tarsonemid *Scutacarus acarorum* (Scutacaridae) develop into phoretic or non-phoretic morphs during the larval stage, depending on the quality of the food offered to the mothers (EBERMANN, 1992). In the gamasid *Antennoseius janus,* the appearance of phoretic females, recognizable by their smooth cuticle, is due to overcrowding, perhaps induced by a pheromone (LINDQUIST & WALTER, 1989). The pattern of the phoretomorph production is epigeniticaly induced, because females belonging to the phoretic morph or sedentary granular morph are able to produce the two alternates. In these cases, the intervention of combined-switch mechanisms is not proven ; it might be revealed through artificial laboratory cultures.

In the uropodid *Allodinychus flagelliger,* a 6-year long survey indicated that the emigration rate varied throughout years (ATHIAS-BINCHE, 1979, 1989 a ; FIG. 6). The emigration rate of phoretomorphs was significantly correlated to the degree of decomposition of the wood quantified by its water content (ATHIAS-BINCHE, 1993 ; FIG. 7). Thus, emigration is not fixed but manipulated by the deme as a response to the progressive ageing of the habitat. Conversely, the rate of the production of the sedentary morphs appeared to be genetically fixed because their frequency did not significantly vary from one year to an other. Is this example a point in favour of a combined-switch pattern ? Local selection for emigration, following the progressive decomposition of the substrate, may favour appropriate local genotypes. However, such an argument would be correct in case of absence of immigration, which provided a regular genetic flow, whereas in fact such arrivals were particularly active during the first three years of colonisation. This may be illustrated by the WRIGHT's island model (1969), where a fraction *m* of the individuals breeding in the deme, have immigrated from an other deme. The genetic drift in such structured infra-populations is calculated by the Fst = 1/1+4Nem, the probability in generation *t* that two genes drawn at random from the same deme are identical by descent. This risk of inbreeding

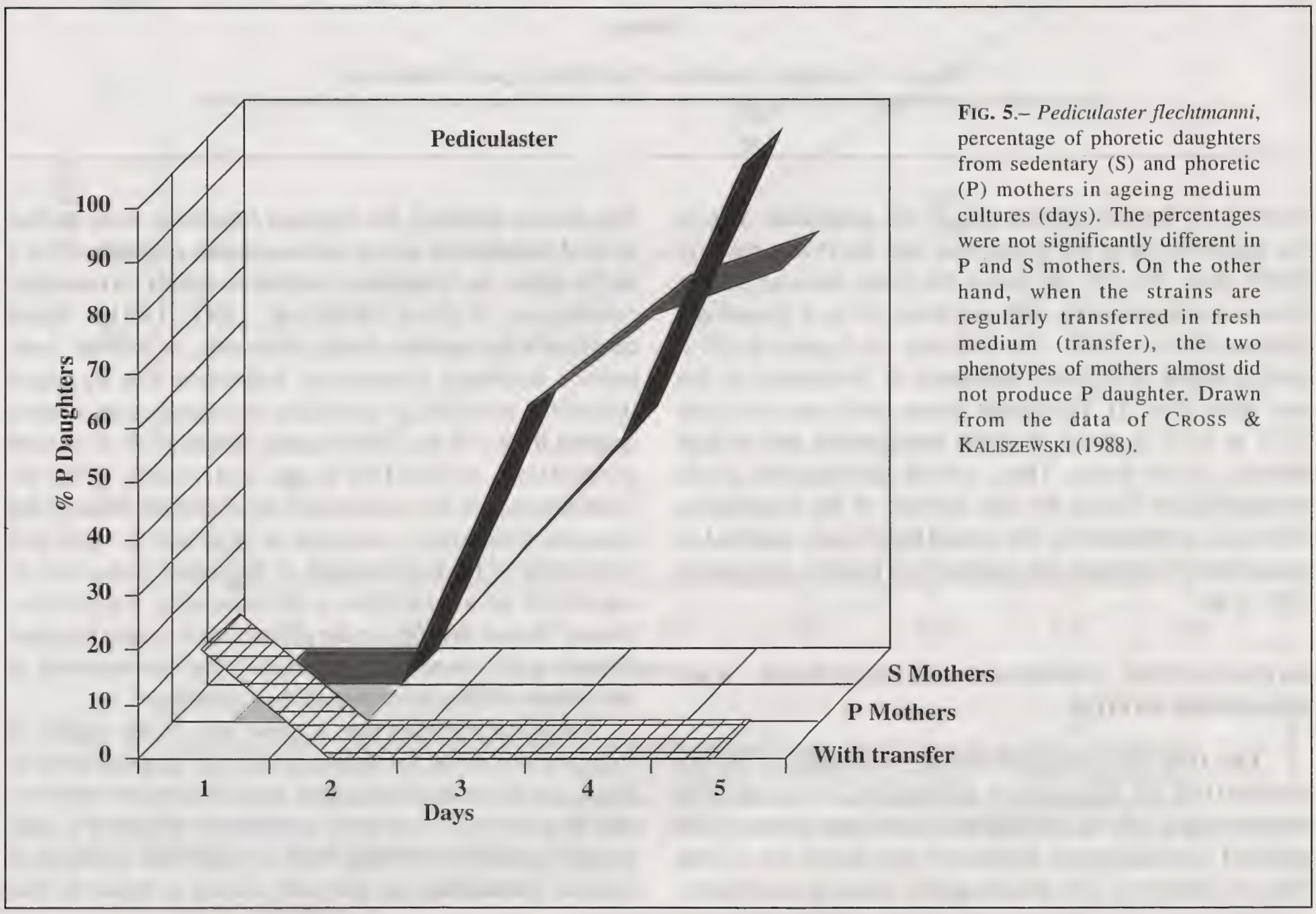


FIG. 5.– *Pediculaster flechtmanni*, percentage of phoretic daughters from sedentary (S) and phoretic (P) mothers in ageing medium cultures (days). The percentages were not significantly different in P and S mothers. On the other hand, when the strains are regularly transferred in fresh medium (transfer), the two phenotypes of mothers almost did not produce P daughter. Drawn from the data of CROSS & KALISZEWSKI (1988).

Source : MNHN

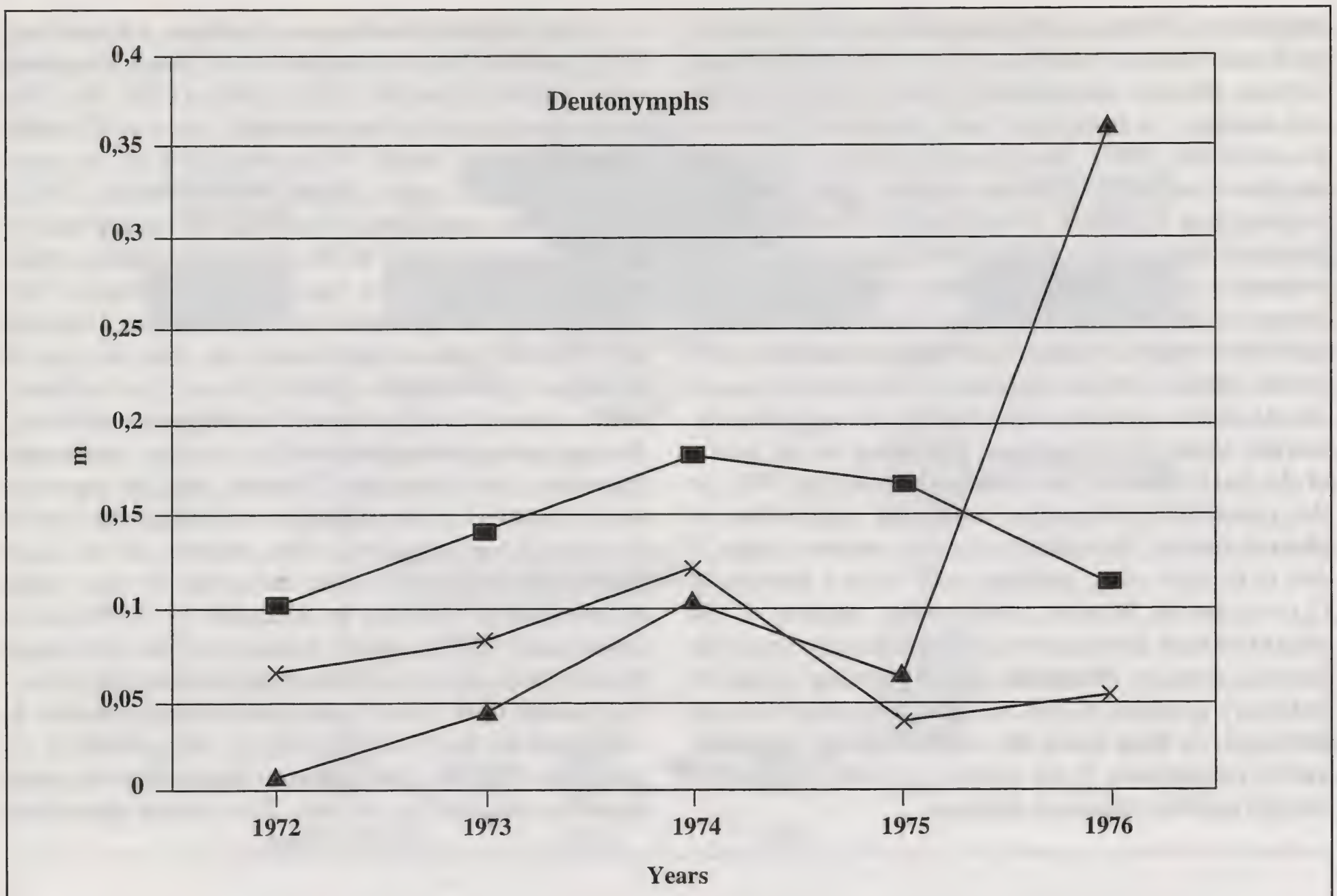


FIG. 6.– *A. flagelliger*, proportions of the different types of deutonymphs (m = number of deutonymphs/total population) from 1972 to 1976. Redrawn from ATHIAS-BINCHE (1993).

depends on the immigration rate *m* per generation, and on the effective size of the population (see MAYNARD SMITYH, 1989). Here, Ne = N, the size of the deme, because the sex ratio is not significantly different from 1/1 in *A. flagelliger* (ATHIAS-BINCHE, 1979). The drift was the highest in 1972, corresponding to a feeble abundance of individuals in this new deme (FIG. 8). The lowest values were observed from 1973 to 1975, a period of active immigration and of high density of the deme. Then, switch mechanisms could eventually act during the late decline of the population, when it is constituted by few inbred individuals deprived of exogenous immigrants and marked by a massive emigration (FIG. 6, 8).

FACULTATIVE PHORONT PRODUCTION AND COMBINED SWITCH

The role of combined-switch mechanisms in the production of facultative alternates were clearly demonstrated only in artificially selected populations. The acaridid *Lepidoglyphus destructor* was reared for a long time in laboratory for antiallergenic medical treatments. The factors affecting the hypopus formation were studied in feral populations and in various strains maintained for 1 to 36 years in laboratory cultures under favourable conditions of food (KNÜLLE, 1987, 1991). Yeast constitutes the superior food, while oats, as inferior food, induce hypopus formation. Selection for hypopus initiation revealed a variation in hypopus incidence ranging from 3 % in old laboratory strains to 96 % in field populations, within two to six generations (FIG. 9). Counterselection for continuous development reduced the hypopus percentage: response to selection is rapid and reversible. The mechanism of hypopus induction is regulated by a genotype x environment interaction. Dietary factors that act on the protonymph induce hypopus formation (environmental influence), but the response of individuals differs according to their genotype.

Laboratory strains lose a great part of the ability of hypopus formation (selection for direct development in stable condition is avantageous in increasing the intrinsic rate of growth), while feral populations preserve a high genetic variability allowing them an important potential of hypopus production, as distinctly shown in figure 9. The

Source : MNHN

proportion of protonymphs able to generate hypopi is intermediate in the progeny resulting in crossings between feral and laboratory strains. This revealed the hereditary transmission of the character. However, it is to be noticed that this switch mechanism was observed in conditions of artificial selection which reduced the capacity to produce phoretic descens.

Conversely, in long-term stable conditions, the selection finally irreversibly fixes the alternative adopted. As an example, the acaridid *Acarus siro* which invades stored products (goods which are kept in stock in rather steady conditions) definitively lose the ability to produce hypopi, whatever the conditions of culture are (ATHIAS-BINCHE, 1994a). This non-plastic end of the allelic-switch alternative probably gradually evolved since the development of agricultural practices, ca 6 000 years ago.

SOME EVOLUTIONARY CONSEQUENCES OF PLASTICITY IN PHORETIC MITES

Intrinsic causes of separation

As phoretic dispersal is a highly plastic behaviour, it may evolve in a new direction, or allow colonization of a new habitat. Acari probably existed since the end of the Devonian (NORTON *et al.*, 1989). Many acarologists think that a second series of adaptive radiations occurred during the late Mesozoic, probably in conjunction with the diversification of angiosperm plants, insects and homoiotherms (LINDQUIST, 1975 ; BERNINI, 1986). Then numerous lineages became free of the soil, their original habitat, to colonize epigean layers. Phoresy intervened frequently in such evolution in many groups of Acari, especially in *Gamasina, Uropodina, Hydracarina,*

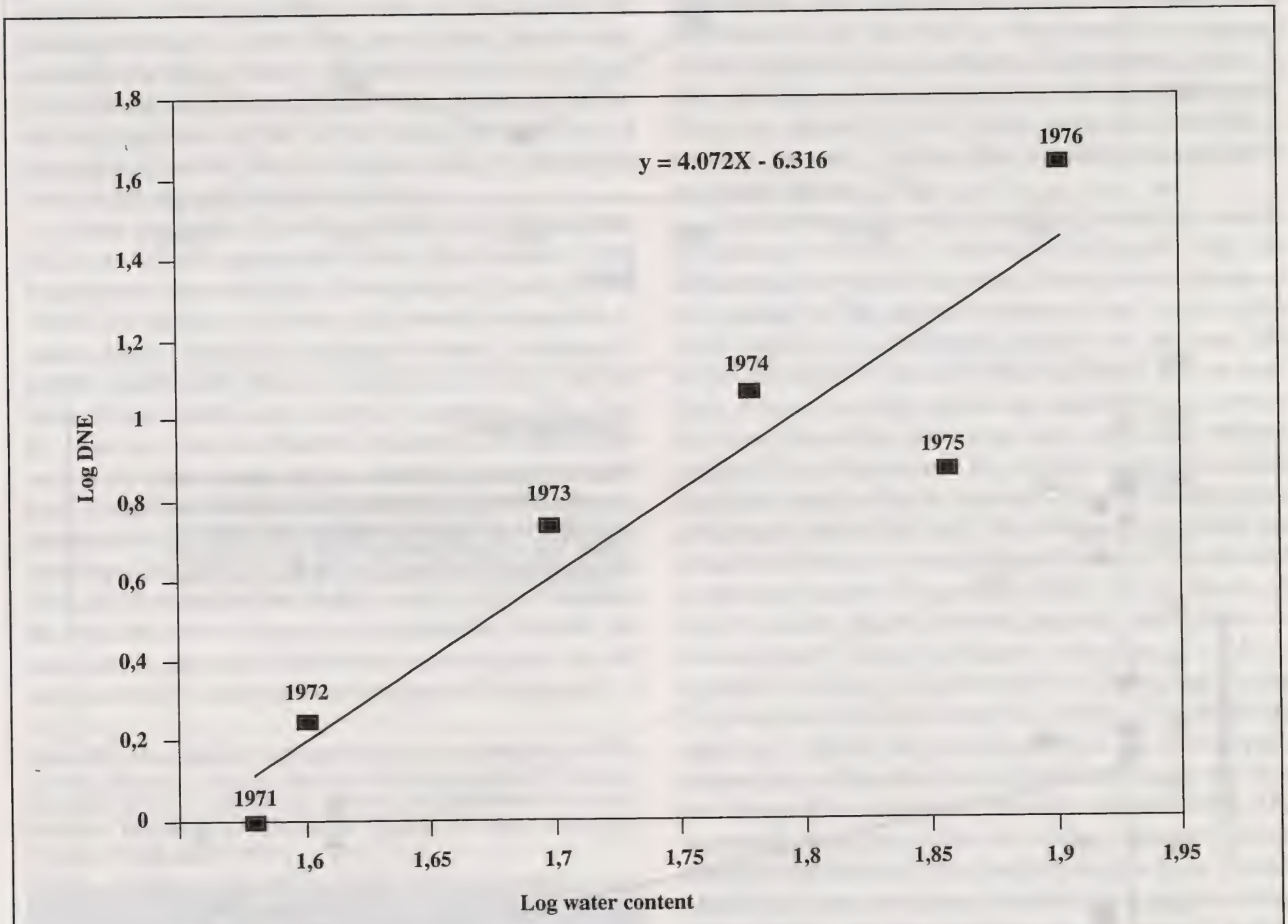


FIG. 7.– *A. flagelliger*, scatter diagram of the percentage of emigrant deutonymphs ($\log_{10}$ (m+1)) plotted against the water content of the wood ($\log_{10}$ % water) from 1971 to 1976, and regression lines. The correlation coefficient, r = 0.929 is significantly different from 0 at the p = 0.01 threshold for the six coupled data. The coefficient of determination, R^2, explains 86.4 % of the variance. The significance of the slope *a*, $t = a\sqrt{s^2a} = 5.035$, where s^2a is the variance of the slope, differed significantly from 0 ($p < 0.05$). Drawn from ATHIAS-BINCHE's data (1993).

Source : MNHN

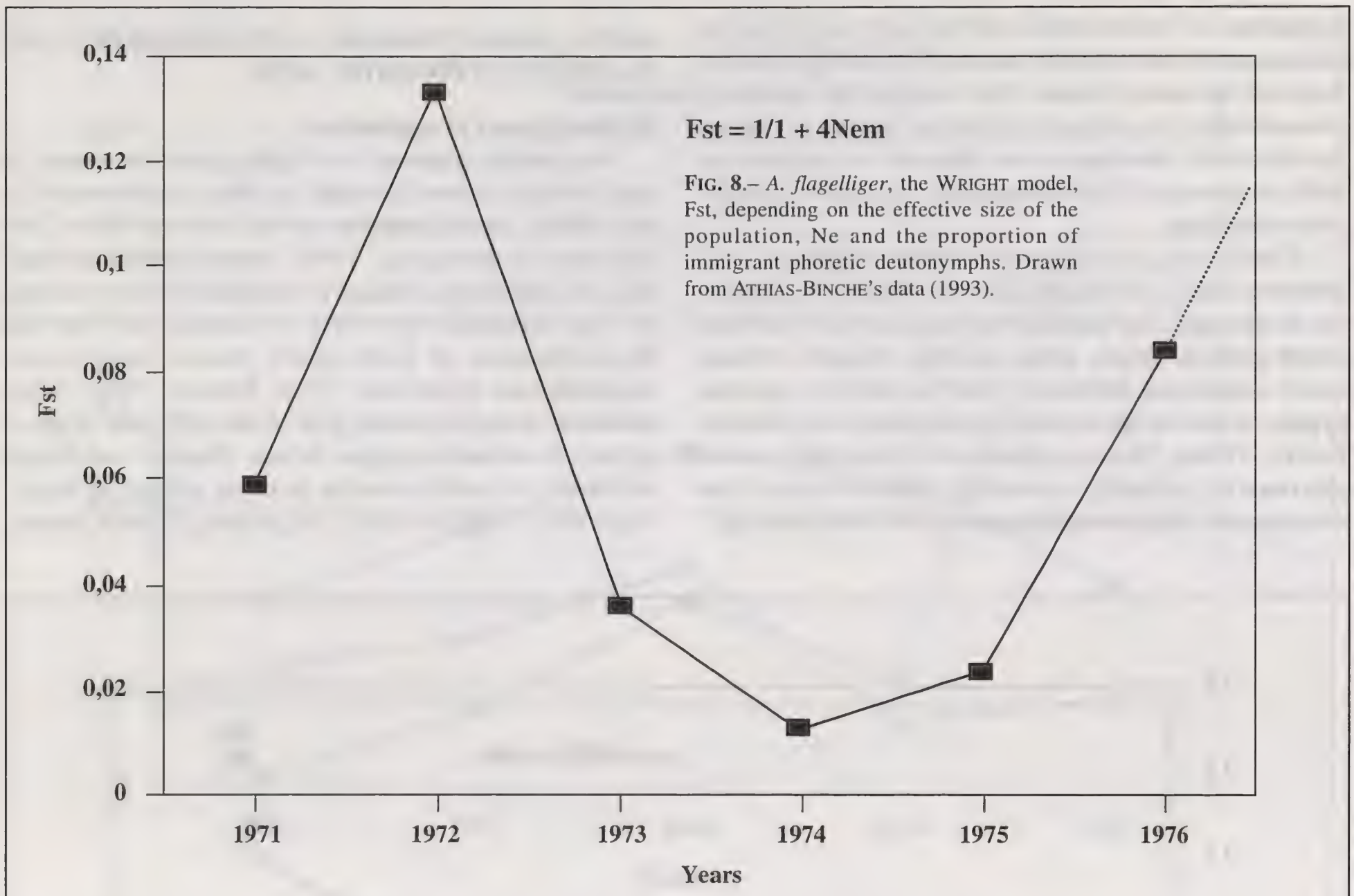


FIG. 8.– *A. flagelliger*, the WRIGHT model, Fst, depending on the effective size of the population, Ne and the proportion of immigrant phoretic deutonymphs. Drawn from ATHIAS-BINCHE's data (1993).

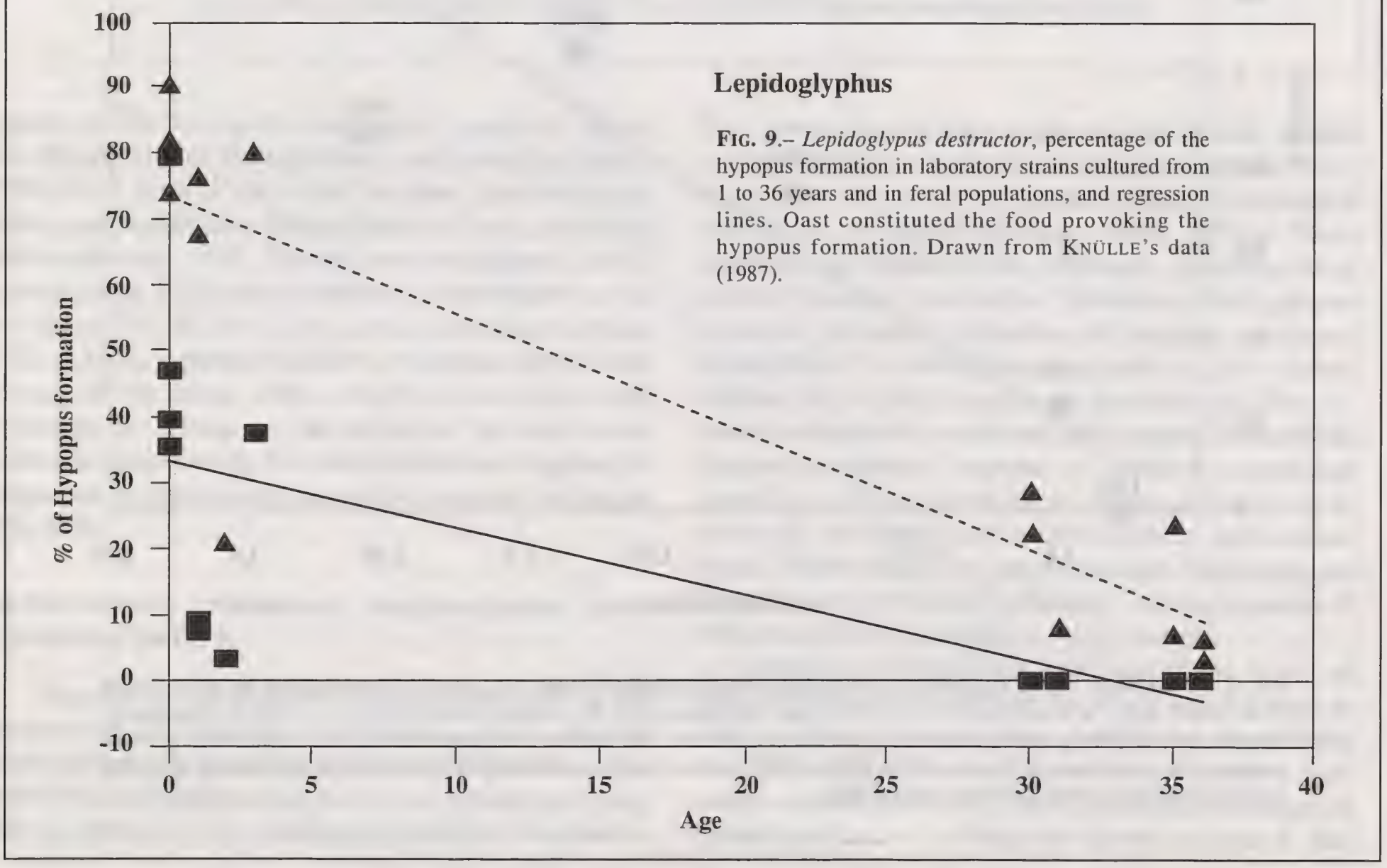


FIG. 9.– *Lepidoglyphus destructor*, percentage of the hypopus formation in laboratory strains cultured from 1 to 36 years and in feral populations, and regression lines. Oast constituted the food provoking the hypopus formation. Drawn from KNÜLLE's data (1987).

Source : MNHN

Acaridida and *Tarsonemina* (ATHIAS-BINCHE, 1984, 1994 a). At present, Acari may be found in almost all terrestrial habitats, and even spread in fresh or marine water (TAB. I). Among Tarsonemida, certainly the most "evolved" group of Actinotrichida, it seems that true free-living edaphic forms, are infrequent, even absent (KALISZEWSKI *et al.*, 1995).

Phoresy plays also a role in the invasion of islands. For instance, in the Port-Cros Island (SE France, Mediterranean Sea), 6 km off the continent, most of the endemic species are not phoretic, while all phoretic species were known from the continent, Italy and Southern France (ATHIAS-BINCHE, 1986, 1988).

It is obvious that euryxenous phoretic forms, using a large range of hosts, can colonize a great variety of sites. This may end up at a new habitat or a new trophic niche. Phoretic dispersal allows to invade very rapidly available ecological niches, as it was proven by the invasion of human settlements, house dust, stored food, hen-houses, cowsheds, hives... There is no doubt that colonization of new habitats may favour isolation and adaptation in case of interruption of the gene flow, for instance a geographical barrier, loss of dispersal ability or changes in host's behaviour and migration routes.

Many examples of recent isolation were documented in synanthropic phoretic mites. For instance, the fungivorous pygmephorid, *Brennendania lambi*, feeds strictly on *Agaricus mycelium*. It is usually euryxenous *in natura,* but in Australian mushroom cultures, it appears to prefer significantly the fly *Megaselia alterata* than an other fly *Lycoriella mali* (CLIFT & LARSSON, 1987; TAB. II). One can observe either the beginning of a separation or a local opportunist choice towards a more valuable host. According to CLIFT & LARSSON, *B. lambi* may even distinguish between non-dispersing males and dispersing females of *M. alterata.* However, the observed differences (TAB. II), may reflect the slightly smaller size of the male fly than an active choice. In a comparable manner, the euryxenous gamasid *Arctoseius cetratus* preys on soil microarthropods and uses various insects for transport. It

TABLE II.– Mean number of *Brennedania lambi* attached to the two fly species, Megasella a*lterata and Lycoriella mali* collected from six mushroom farms in Australia and preference for the female *M. alterata* as vector. The means are significantly different, df: degree of freedom. From CLIFT & LARSSON (1987).

	N° mites per fly	t test
M. alterata	9.1	7.0, 13 df, P < 0.001
L. mali	2.9	
M. alterata Males	6.4	2.2, 15 df, P < 0.05
Females	8.0	

was introduced in mushroom cultures by a sciarid fly, *Lycoriella,* a serious pest in Great Britain. In this artificial and rather closed site, the mite finally attacked the fly eggs and immatures (BINNS, 1972). The mites were mostly phoretic on females, this allowed them an easier access to their next resources. These populations seemed to specialize and adapt to the specific conditions of the mushroom beds. In addition, the number of attached mites per host was weak, this suggested an evolutionary trend towards an increase of the host/phoront specificity, and perhaps, a trend towards isolation. In actual fact, for a predatory or a parasitic phoront, the host's population constitutes not only a source of food, but it serves also as carrier. Thus, the harmful effects must be controlled in order to preserve future dispersals of the associate. A comparable situation exists in parasites in which the survival depends on the presence of their specific host populations. In the case of *Arctoseius* this consideration is confirmed by the fact that an other gamasid encountered in the same mushroom cultures, *Digamasellus fallax*, is also phoretic on *Lycoriella,* but it attacks nematodes. Thus, the phoronts can be more numerous than for *A. cetratus*, because *D. fallax* does not affect the population of vectors (BINNS, 1973).

Considering that only expressed phenotypes can be genetically selected, selective pressures may act differentially toward the phoretic life-stage and the rest of the population. The phoront phenotype may evolve either more rapidly or in a different manner than the other life stages, because it is the sole instar in contact with an host. Thus it has to develop specialized adaptive improvements for host recognition and fixing, and sometimes defence against host responses. For instance, in nidicolous acaridids associated with mammals, hypopi are pilicolous, gripping an hair of the host. The suckers derived from the insect associates (= entomophilous forms) are transformed in grasping organs (FAIN, 1969, 1971). In the course of their evolution, hypopi became parasitic, endofolliculous in mammals, as in *Alabidopus asiaticus* (FIG. 4) or subdermal in birds, as documented for Glycyphagidae and Hypoderidae (FAIN & BAFORT, 1966). The alternate develops rapidly the genotypes and the phenotypes responding to the selective pressures exerted by the host and the need for adaptations towards endoparasitism. The expressed phenotype of the rest of the population, which remains free-living fungivorous in the host's nest, transforms more slowly and resemble yet to the free living related family, the Pyroglyphidae. As the parasitic hypopi elect a specific host, the sedentary stages only develop afterwards in the nest of the vector elected by the alternate. This may lead to separation and speciation, as noticed for the parasitic derivatives of the Pyroglyphidae.

On the other hand, speciation and diversification can result in the loss of the phoretic stage, i. e. fixation for a

Source : MNHN

single alternate, notably in case of combined-switches. The development of isolation may be relatively rapid. For example, *Acarus siro* accommodates at present several races and sibling species selected by local conditions (FLEURAT-LESSARD, 1976). The absence of the flows of immigrant hypopi plays a great part in such evolution, because the stored products are scattered in diverse commercial sites.

The disappearance of the dispersant alternate may occur in parasites. In many mites lineages which have evolved towards parasitism, one notes a tendency to lose the phoretic means of dispersal as mites remain in all stages on the host (ATHIAS-BINCHE, 1994 a). For instance, the acarid superfamily Canestrinioidea comprises species that are parasites on beetles. Only the most primitive lineages, the genera *Megacanestrinia* and *Coleoglyphus*, retain the hypopus. The phoretic alternate completely disappeared in the derived parasitic taxa (HOUCK & OCONNOR, 1991). Such evolutionary transition from phoresy to parasitism, with the concomitant loss of the phoretic stage, was documented in many other mite lineages, i. e. Gamasina (especially Dermanyssoidea), Hydracarina (Unionicolidae), Acaridida (Psoroptidae) and Tarsonemina (Acarapis, Coreitarsonemidae, Podapolipidae) (ATHIAS-BINCHE & MORAND, 1993 ; ATHIAS-BINCHE, 1994 a ; KALISZEWSKI *et al.*, 1995). As for *A. siro*, the lack of phoretic dispersal leads to separation mechanisms, which are reinforced here by an increase of the host/parasite specificity. Now, many parasitic derivatives of phoretic forms are highly stenoxenous, even monoxenous. This increase of the specificity for an host is a general rule among all parasites. For instance, in Tarsonemida, larvae, male and females of members of the family Coreitarsonemidae have been found only on coreid bugs, and appear to infest only the atria of the odoriferous thoracic glands of their hosts (FAIN, 1978 ; KALISZEWSKI *et al.*, 1995). Mites of the genus *Acarapis* are highly host-specific parasites of adult bees *(Apis spp)*, among them, *Acarapis woodi* is strictly restricted to the tracheal system of *Apis mellifera.*

An other possible mechanism of speciation, which is not directly indebted to phoretic plasticity, is merely due to the fact that phoretic populations colonize often ephemeral microhabitats, such as flowers, dung or small carrions. If only one generation develops between arrival and further emigration, their is no possibility of genetic exchange with immigrants. Conversely, in longer lived-habitats, such as tree holes, the local population receives a seasonal flow of immigrants and, consequently, interbreeding is possible with the sedentary alternates. One can simulate the risk of inbreeding in such types of situation by using the Fst model. Thus, tendency to isolation and genetic drift following inbreeding is more marked in transient habitats, because m = 1 and Ne = 0 at the beginning of the colonization. This trend may be reinforced when all phoronts disembark from a single carrier or related conspecific hosts, issuing for instance from a same parental nest. Such tendency, combined with other processes partly exposed below, may lead to speciation patterns. This was in particular observed in mites associated to burying beetles (WILSON & KNOLLENBERG, 1987; MÜLLER & SCHWARZ, 1990; SCHWARZ *et al.* 1991 ; ATHIAS-BINCHE *et al.*, 1992).

Phoronts need for an host : evolutionary consequences

Theoretically, phenotypic plasticity by decreasing the selective pressures, can delay evolutionary changes because it is a means to compensate environmental perturbations (CLARK, 1976 ; WEST-EBERHARD, 1989). However, in the particular case of phoresy, selection acts through adaptation of the phoront to an host. Election of an appropriate carrier by the alternate phenotype, leading towards an adequate site, constitutes with no doubt the major selective pressure : a phoront attaching to an inappropriate carrier, leading towards an unfavourable habitat, will be eliminated, just as its genotype (ATHIAS-BINCHE, 1994a).

Thus, an emergent tendency towards an increase of host/phoretic specificity is becoming apparent. This may finally lead to isolation, following patterns similar to those observed in parasites.

Such evolution may derive from hemi-specific phoresy, i. e. when hosts and phoronts share only the same habitat, without strong phyletic relationships. For instance, in dead wood, mites seek for any bark-living insects. The choice may be restricted to a certain category of hosts, because their activities affect the survival of the phoretic population. As an example, *Allodinychus flagelliger,* which is a pioneer species colonizing freshly dead wood, has to select xylophagous insects attracted by the same type of wood (ATHIAS-BINCHE, 1978, 1993). Similarly, some tropical nectarivorous gamasids are specific of the flowers on which they feed, and use other nectar-feeders, such as hummingbirds for transport. More specific relationships towards a bird species might have appeared in the course of evolution through trophic preference. Experiments demonstrate that each mite species elects its own host nectar to the nectar of alien hosts (COLWELL, 1990). Such preference may finally lead to separation.

Comparable eventualities of further isolation is not infrequent in feral euryxenous mites introduced in closed sites, such as grain storages, mushroom cultures or cellar, as suggested above by the results of BINNS (1972, 1973), CLIFT & LARSSON (1987), and the review of ATHIAS-BINCHE (1994 a).

As observed in parasites, ecological or phyletic divergences in host populations can father a concomitant separation in the pool of their associate (EUZET & COMBES,

Source : MNHN

1981). In a same manner, speciation may result in genetic polymorphism of phoronts for host preference, and consecutive separation of the whole population. These patterns were long studied in necrophilous gamasids and uropodids which migrate from one carcass to another phoretically on *Necrophorus* burying beetles. Studies on the gamasid *Poecilocherus carabi* and the uropodine *Neoseius novus* indicate that this may result in speciation : this species were proven to consist of several carrier-specific races and sibling species that have specialized on different *Necrophorus* species (WILSON, 1982 ; WILSON & KNOLLENBERG, 1987; MÜLLER & SCHWARZ, 1990; SCHWARZ *et al.* 1991 ; ATHIAS-BINCHE *et al.*, 1992). Some ecological traits of the host may explain this separation : generation duration, difference in beetle daily activity, depth of the brood chamber... Competitive exclusion between closely related host-species may also play a role. For instance, *Necrophorus vespillo* is characteristic of open meadows while *N. vespilloides* is almost only encountered in forest edge. Thus, exchanges between phoretic mites associated to one or the other carrier is actually impossible (ATHIAS-BINCHE *et al.*, in prep.). Furthermore, in Uropodina, the dispersal mechanism alone provides a high degree of host specificity : since phoronts attach to their carriers by their anal pedicel, they cannot transfer between congregating beetles and the gene flow is restricted to the crypts, where the deutonymphs disembark. Thus, the genetic exchanges between *N. novus* populations issued from different host species is restricted to the extremely rare cases in which one beetle species invades the nest of another species (ATHIAS-BINCHE *et al.*, 1992).

As for parasites also, lateral transfer towards a new host may lead to separation. Polymorphism of an alternate stage may favour adoption of a new host species. In parasitic acaridids exhibiting hypopial bimorphism, the resting stage may infest a new host species colonizing an old nest, while the phoretic hypopus remains associated with the original host. Lateral transfer may also happen accidentally, for instance through a trophic chain. Members of the tarsonemine family Acarophenacidae are parasitoïds of insects (KALISZEWSKI *et al.*, 1995). Now, one species, *Acarophenax meropsi*, was described from the European bee eater in Egypt (RAKHA & KANDEEL, 1983). However, as the bee eater is an insectivorous bird, a fortuitous transfer of this mite from insects to the bird is suspected. Isolation may eventually finally occur if this new host will be more convenient.

Man's activities may emphasize the process of lateral transfer towards a new host. The most famous case of such capture concerns *Varroa jacobsoni* because it is of considerable economic importance. The mite, originally parasite of an Asian bee, *Apis cerana*, adopted a new host, *A. mellifera*, introduced in Asia in the late ninetieth century. Initial infestation happened by the phoretic exchanges between the workers of these two related species. *Varroa* had since spread to all continents except Australia. The extraordinary speed of extension was due to commercial transports and the phoretic behaviour of the parasite (ATHIAS-BINCHE, 1992). DELFINADO-BAKER (1988) noticed that the average of the body size of *Varroa* infesting *A. cerana* is slightly smaller than that of the populations parasitizing *A. mellifera*. This probably bears witness to morphological expression of the development of adaptations towards the new host and, perhaps, the emergence of a separation.

DISCUSSION

The facultative, conditional, expression of an alternative phenotype plays an essential role in the survival of populations inhabiting fluctuating environments. Initiation of phoretic behaviour constitutes in most cases an epigenetic response to cues resulting in habitat modifications or host's activities. Whatever the different categories of plasticity are, there is no doubt that the constraints suffered in unpredictable or ephemeral habitats constitute strong selective pressures. They act in favour of genotypes allowing plastic migrating behaviours. According to our known data, production of polymorphic alternative phenotypes, a same instar being expressed either under a sedentary morph or a phoretic phenotype, seems also to be basically epigenetic. Genetically speaking, it is obvious that genotype(s) which can produce differentiated life-stage phenotypes, here phoretic alternate, facultative hypopus or sedentary/phoretic morphs, largely contributes to survival of populations living in chaotic environments. As quoted by CAVALLI-SFORZA (1974): "Potentially there is a multitude of plastic genotypes that have substentially higher fitness than the best non-plastic genotype". However it was demonstrated that plasticity of the initiation of phoresy is a costly advantage in variable environments because ability of phoretic alternate production tends to disappear very rapidly in stable situations, probably through combined-switch mechanisms.

Many authors have noted that the first aspect of the phenotype to evolve in a new direction or to colonize a new habitat concerns the behaviour, which is afterwards followed by morphological improvements (WEST HEBERHART, 1989). This thought is particularly well demonstrated in phoretic mites, because phoresy consists at first in the initiation of a seeking behaviour. The physiology is then affected : the travellers have to withstand dessiccation and lack of food during the phoretic migration. Finally, phoretomorphs exhibits more

Source : MNHN

perceptible morphological adaptations for fixing.

In the course of the evolution of mites, selection had favoured adaptation for phoresy in species which have colonized unpredictable habitats. This dispersal strategy provides a high potential for colonization of new niches, this may come along with isolation. Thus, phoresy, a plastic behaviour, contributes to the origin of ecological and specific diversity of mites, especially those which have colonized epigean sites. If plasticity may lead to speciation (adoption of a new niche or a new carrier, consequence of an hosts' divergence), on the other hand a final phenotype fixation brings about the formation of isolates by interruption of the gene flows consecutive to the disappearance of migratory movements. The progressive loss of the phoretic behaviour or the phoretic alternate in parasitic derivatives of phoretic lineages, leads to an irreversible modification of the way of life. Since phoretic dispersal completely disappears, parasitism becomes obligatory and the dispersal follows the patterns observed in parasitic infestation.

As the phoront is a founder in colonizing a new environment, selective pressures are exerted first on the genotype of this pioneer instar, of which the success of the colonization determines the future of its descendants. The sedentary life stages share obiously its genotype, but their phenotypes are differently expressed. They usually more resemble to their free living ancestors.

Of course, phenotypic plasticity is not the only phenomenon involved in the processes of isolation in phoretic mites. Sexual selection, extinction or competition may also act in speciation patterns. These processes were documented by WILSON & KNOLLENBERG (1987) and COLWELL (1986) among *Poechilocerus carabi* and hummingbird flower mites. Foundress effect are not infrequent, especially when the foundress is thelytokous or arrhenotokous. In parasitoïdic Tarsonemina, which are all arrhenotokous, evolution even lead to an obligate brother/sister incest (see about that topic the Local Mate Competition Model of HAMILTON 1967). ATHIAS-BINCHE (1994 a) reviewed the influence of sexual strategies and biased sex ratio in isolation patterns in phoretic mites.

The present review brings some new examples which may take part in the general debate concerning environmentally cued polymorphisms. As stated by CLARK (1976) among other authors, and as shown in phoretic mites, the phenotype that develops is largely determined by the conditions withstood by the antecedent life-stage or the parents. The nature of the stimuli which activate the production of alternate begin to be known in many mites. However, this phenomenon remains yet rather unstudied by geneticist and should merit further researches. If we know that environmental cues active some parts of the genome and suppress the activity of other parts, the mechanisms of such differential gene expression, and the eventual role of pleiotropic genes, appear to be yet scarcely documented.

Epigenetic responses and phenotypic plasticity are encountered in many organisms, but phoresy presents a peculiar feature because the alternate has to contact an heterospecific carrier, preferably judiciously elected. Thus, the adaptations which play a role in the recognition of host-emitted cues are prevalent, and can be considered as genetically fixed through natural selection. Selective pressures act also in the adaptations which concern the fixation to the host, a problem shared with parasites. The genotype which provides the best morphological structures and the best physiological responses has more chances to be selected.

AKNOWLEDGMENTS

I wish to thank my colleagues, B. MARCHAND and I. MEIERHOFER, Département d'Ecologie Evolutive, Banyuls, most warmly for their kind help in reviewing the manuscript. A part of this study was supported by a French-German PROCOPE program.

REFERENCES

ATHIAS-BINCHE, F., 1978.– Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 1. Caractères généraux du peuplement. *Vie Milieu*, 27 C : 157-175.

ATHIAS-BINCHE, F., 1979.– Etude quantitative des Uropodides (Acariens : Anactinotriches) d'un arbre mort de la hêtraie de la Massane. 2. Elèments démographiques d'une population d'*Allodinychus flagelliger* (Berlese 1910). *Vie Milieu*, 28/29 C : 35-60.

ATHIAS-BINCHE, F., 1984.– La phorésie chez les Acariens Uropodides (Anactinotriches), une stratégie écologique originale. *Acta Œcologica, Œco. Gener.*, 5 : 119-133.

ATHIAS-BINCHE, F., 1986.– Données préliminaires sur le peuplement en Acariens Uropodides de Port-Cros, et comparaisons avec la faune de milieux similaires des Pyrénées Orientales. *Trav. Sci. Parc. Nat. Port-Cros/Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 12 : 13-27.

ATHIAS-BINCHE, F., 1988.– *Janetiella (Dynurella) steochas*, n.subgen., n.sp., Uropodide nouveau de Port-Cros (Acariens Anactinotriches). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 14 : 13-27.

ATHIAS-BINCHE, F., 1987.– Signification adaptative des different types de développements postembryonnaires chez les Gamasides (Acariens : Anactinotriches). *Can. J. Zool.*, 65 : 1299-1310.

ATHIAS-BINCHE, F., 1989 a.– General ecological principles which are illustrated by population studies of uropodid mites. *Adv. Ecol. Res.*, 19, Acad. Press : 303-344.

ATHIAS-BINCHE, F., 1989 b.– Polymorphismes et hétéromorphies chez les Acariens. *In L'Ontogénèse et le Concept de Stase chez les Arthropodes/Ontogeny and the Concept of Stase in Arthropods*. AGAR Publ. Belg. : 41-57.

ATHIAS-BINCHE, F., 1990.– Sur le concept de symbiose. L'exemple de la phorésie chez les acariens et son évolution vers le parasitisme ou le mutualisme. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 115 : 77-98.

ATHIAS-BINCHE, F., 1991.– Evolutionary ecology of dispersal in

Source : MNHN

mites. Ecology and evolution of phoresy in mites. *In* DUSBABEK, F. & BUKVA, V. (eds) *Modern Acarology*, SPB The Hague/Academia : Praha : 27-41.

ATHIAS-BINCHE, F., 1992.– Altruistic cannibalism and superorganisms. *TREE*, 7 : 101.

ATHIAS-BINCHE, F., 1993.– Dispersal in varying environments. The case of phoretic uropodid mites. *Can. J. Zool.*, 71 : 1793-1798.

ATHIAS-BINCHE, F., 1994 a.– *La phorésie chez les acariens, aspects adaptatifs et évolutifs*. Editions du Castillet, Perpignan : 180 pp.

ATHIAS-BINCHE, F., 1994 b.– Is the initiation of dispersal genetically fixed ? The case of phoretic mites. *In 2nd Symposium European Assoc. Acarologists*. Krynica, Poland, sept. 1992 : 1-12.

ATHIAS-BINCHE, F. & HABERSAAT, U., 1988.– An ecological study of *Janetiella pyriformis* (BERLESE, 1920), a phoretic Uropodina from decomposing organic matter (Acari : Anactinotrichida). *Mitt. Schweitz. Ent. Gesell.*, 61 : 377-390.

ATHIAS-BINCHE, F., MEIERHOFER, I. & SCHWARZ, H.H., (in prep.).– The role of competitive exclusion and behaviour in parasitization and speciation. The case of burying beetles (Col. Silphidae) and their phoretic mites (Acari, Uropodina).

ATHIAS-BINCHE, F. & MORAND, S., 1993.– From phoresy to parasitism ; the example of mites and nematodes. *Res. & Rev. Parasitology*, 53(3/4) : 73-79.

ATHIAS-BINCHE, F., SCHWARZ, H. H. & MEIERHOFER, I., 1992.– Phoretic association of *Neoseius novus* (Ouds, 1902) with *Nicrophorus* spp, a case of sympatric speciation ? (Acari : Uropodina ; Coleoptera : Silphidae). *Int. J. Acarol.*, 19 : 75-86.

BERNINI, F., 1986.– Current ideas on the phylogeny and the adaptive radiations of Acarida. *Boll. Zool.*, 53 : 279-313.

BINNS, E.S., 1972.– *Arctoseius cetratus* (Sellnick) (Acarina : Ascidae) phoretic on mushroom sciarid flies. *Acarologia*, 14(3) : 350-356.

BINNS, E.S., 1973.– *Digamasellus fallax* Leitner phoretic on mushroom sciarid flies. *Acarologia*, 15 : 10-17.

CASSAGNE-MÉJEAN, F., 1966.– Contribution à l'étude des Arrenuridae (Acari, Hydrachnellae) de France. *Acarologia*, 8, fasc. suppl. : 186 pp.

CAVALLI-SFORZA, L.L., 1974.– The role of plasticity in biological and cultural evolution. *Annu. N. Y. Acad. Sci.*, 231 : 43-59.

CLARK, W.C. 1976.– The environment and the genotype in polymorphism. *Zool. J. Linn. Soc.*, 58(3) : 255-262.

CLIFT, A.D. & LARSSON, S.F., 1987.– Phoretic dispersal of *Brennandania lambi* (Kcrzal) (Acari : Tarsonemida : Pygmephoridae) by mushroom flies (Diptera : Sciaridae and Phoridae) in New South Wales, Australia. *Exp. Appl. Acarol.*, 3(1) : 11-20.

COLWELL, R. K., 1986.– Population structure and sexual selection for host fidelity in the speciation of hummingbird flower mites. *In* KARLIN, S. & NEVO, E. (eds), *Evolutionary Process and Theory*, Academic Press, San Diego : 475-495.

COLWELL, R. K., 1990.– Host choice and community structure among hummingbird flower mites. *Rev. Suisse Zool.*, 97 : 785.

COOREMAN, J., 1961.– Quelques aspects des relations qui existent entre les acariens et les insects. *Bull. & Ann. Soc. R. Ent. Belg.*, 97 : 19- 32.

CROSS, E. A. & KALISZEWSKI, M., 1988.– The life history of a mushroom pest mite, *Pediculaster flechtmanni* (Wicht) (Acari : Pygmephoroidea), with studies of alternate morph formation. *Environ. Ent.*, 17 : 309-315.

CROZIER, R.H., 1992.– The genetic evolution of flexible strategies. *Amer. Nat.*, 139 : 218-223.

DELFINADO-BAKER, M., 1988.– Variability and biotypes of *Varroa jacobsoni* Oudemans. *Amer. Bee J.*, 128 : 567-568.

DINDAL, D. L., 1975.– Symbiosis : nomenclature and proposed classification. *The Biologist*, 57 : 129-142.

EBERMANN, E., 1992.– *Scutacarus acarorum* (Goeze); Heterostigmata, Scutacaridae- An example for the interrelationship between phoresy and polymorphism in mites *In* 2nd *Symp. European Assoc. Acarol.* Krynica, Poland, September 1992 : 29.

EUZET, L. & COMBES, C., 1980.– Le problème de l'espèce chez les animaux parasites. *In* BOCQUET, C., GENÉRMONT, J. & LAMOTTE, M. (eds), *Les Problèmes de l'Espèce dans le Règne Animal. III. Mém. Soc. Zool. Fr.*, 40 : 239-285.

EVANS, G.0. 1992.– *Principles of Acarology*. CAB, International, Wallingford, 563 pp.

FAIN, A., 1966.– Notes sur la biologie des acariens du genre *Chaetodactylus* et en particulier de *C. osmiae*, parasite des abeilles solitaires *Osmia rufa* et *O. cornuta* en Belgique. *Bull. & Ann. Soc. R. Ent. Belg.*, 102(16) : 251-261.

FAIN, A. 1969.– Les deutonymphes hypopiales vivant en association phorétique sur les mammifères (Acarina : Sarcoptiformes). *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 45(33): 1-262.

FAIN, A. 1971.– Evolution de certains groupes d'hypopes en fonction du parasitisme (Acarina : Sarcoptiformes). *Acarologia*, 13 : 171-175.

FAIN, A. 1978.– Notes sur les Coreitarsoneminae (Acari, Prostigmata, Tarsonemidae) parasites de la glande odoriférante d'Hemiptères Coreidae en Afrique Centrale. *Rev. Zool. Afric.*, 92 : 959-970.

FAIN, A. & BAFORT, J. 1966.– Les hypopes parasitant les tissus cellulaires des pigeons sont des deutonymphes d'un acarien libre et pas celles d'un acarien plumicole (Note préliminaire). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 74 : 313-316.

FARISH, J.D. & AXTELL, R.C., 1971.– Phoresy redefined and examined in *Macrocheles muscaedomesticae* (Acarina : Macrochelidae). *Acarologia*, 13 : 18-29.

FASHING, N.J., 1976.– The evolutionary modification of dispersal in *Naiadacarus arboricola* Fashing, a mite restricted to water-filled treeholes (Acarina : Acaridídae). *Amer. Midl. Nat.*, 95 : 337-346.

FASHING, N.J., 1977.– The resistant tritonymphal instar and its application in the population dynamics of *Naiadacarus arboricola* (Acarina : Acaridídae). *Acarologia*, 18 : 704-714.

FASHING, N.J., 1991.– Deutonymphal dimorphism in the genus *Hericia* (Astigmata : Algophagidae). *In* DUSBABEK, F. & BUKVA, V. (eds), *Modern Acarology*, SPB The Hague/ Academia Prague : 287-291.

FILIPPONI, A. & FRANCAVIGLIA, G., 1963.– Oviparita e larviparita in alcuni *Macrocheles peniculatus* BERL. (Acari : Mesostigmata) regolate da fattor ecologici. *Riv. Parassit.*, 24 : 81-104.

FLEURAT-LESSARD, F., 1976.– Les acariens des stocks de céréales et d'oléagineux. *B.T.I. 310 L4 Agro.*, 61 : 321-337.

HAMILTON, W.D., 1967.– Extraordinary sex ratios. *Science*, 156 : 477-488.

HÄNEL, H., 1986.– Effect of juvenile hormone (III) from the host *Apis mellifera* (Insecta : Hymenoptera) on the neurosecretion of the parasitic mite *Varroa jacobsoni* (Acari : Mesostigmata). *Exp. Appl. Acarol.*, 2 : 257-271.

HOUCK, M.A. & OCONNOR, B.M., 1991.– Ecological and evolutionary significance of phoresy in Astigmata. *Ann. Rev. Ent.* 36 : 611-636.

Source : MNHN

KALISZEWSKI, M., ATHIAS-BINCHE, F. & LINDQUIST, E. E., 1995.– Parasitism and parasitoidism in Tarsonemina (Acari : Heterostigmata) and evolutionary considerations. *Adv. Parasitology*, 35 : 335-367.

KNÜLLE, W., 1987.– Genetic variability and ecological adaptability in hypopus formation in a stored product mite. *Exp. Appl. Acarol.*, 3 : 21-32.

KNÜLLE, W., 1991.– Life cycle strategies in unpredictably varying environment : genetic adaptation in a colonizing mite. *In* SCHUSTER, R. & MURPHY, P.W. (eds), *The Acari Reproduction, Development and Life-history Strategies*, CHAPMANN & HALL, London : 51-55.

KRANTZ, G.W. 1978.– *A Manual of Acarology*. 2nd ed. OSU Book Store, Oregon : 509 pp.

KRANTZ, G.W. & MELLOT, J.L. 1972.– Studies on phoretic specificity in *Macrocheles mycotrupetes* an *M. peltotrupetes* Krantz and Mellot (Acari : Macrochelidae), associates of geotrupine Scarabaeidae. *Acarologia*, 14(3) : 317-344.

KRANTZ, G.W., ROYCE, L. A., LOWRY, R. R. & KELSEY, R., 1991.– Mechanisms of phoretic specificity in *Macrocheles* (Acari : Macrochelidae). *In* DUSBABEK, F. & V. BUKVA, V. (eds), *Modern Acarology*, SPB The Hague/Academia, Praha : 561-569.

LEVINS, S., COHEN, D. & HASTINGS, A., 1984.– Dispersal strategies in patchy environments. *Theor. Pop. Biol.*, 26(2) : 165-191.

LINDQUIST, E.E., 1975.– Associations between mites and other arthropods in forest floor habitats. *Can. Ent.*, 107 : 425-437.

LINDQUIST, E. E. & WALTER, D. E., 1989.– *Antennoseius (Vitzthumia) janus* n. sp. (Acari : Ascidae), a mesostigmatid mite exhibiting adult female dimorphism. *Can. J. Zool.*, 67 : 1291-1310.

LUKOSCHUS, F.S., SCHEPERBOER, G., FAIN, A. & NADCHATRAM, M. 1981.– Life cycle of *Alabidopus asiaticus* sp. nov. (Acarina : Astimata : Glycyphagidae) and hypopus of *Alabidopus malaysiensis* sp. nov. ex. *Rattus* spp. from Malaysia. *Int. J. Acarol.*, 7 : 161-177.

MAYNARD SMITH, J. 1989.– *Evolutionary Genetics*. Oxford University Press, 325 pp.

MICHALAKIS, Y., OLIVIERI, I., RENAUD, F. & RAYMOND, M., 1992.– Pleitropic action of parasites : how to be good for the host. *TREE*, 7 : 59-62.

MORAN, N. A., 1992.– The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *Amer. Nat.*, 139 : 971-989.

MÜLLER, J. K. & SCHWARZ, H. H., 1990.– Differences in carrier-preference and evidence of reproductive isolation between mites of *Poecilochirus carabi* (Acari : Parasitidae) living phoretically on two sympatric *Necrophorus* species (Coleoptera, Silphidae). *Zool. Jb. Syst.*, 117 : 23-30.

NORTON, R., BONAMO, P. M.; GRIERSON, J. D. & SHEAR, W. A., 1989.– Fossil mites from the Devonian of New York State. *In Progress in Acarology*. CHANNABASAVANNA, G. P. & VIRAKTAMATH, C. A. (eds), Oxford IBH Publ, New Delhi : 271-277.

RAKHA, M. A. & KANDEEL, M. H., 1983.– *Acarophenax meropsi* n. sp., from the European bee eater, *Merops apiaster* in Egypt, (Acari : Tarsonemida). *Acarologia*, 24 : 295-297.

SAUER, K.P. & BAUMANN, R., 1991.– Phenotypic plasticity of phenological traits : genetic basis, evolutionary changes and adaptive significance. *Zool. Jb. Syst.*, 118 : 345-358.

SCHEINER, S.M. & LYMAN, R.F., 1991.– The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. Evol. Biol.*, 4 : 23-50.

SCHWARZ, H.H., J.K. MÜLLER & BAKER, A., 1991.– Genetic differentiation between deuteronymphs of *Poecilochirus carabi* (Mesostigmata, Parasitidae) living on sympatric *Necrophorus* species (Coleoptera, Silphidae). *In* DUSBABEK, F. & BUKVA, V. (eds), *Modern Acarology*, Academia, Prague/SPB Academic, The Hagu : 431-436.

STEARNS, S., de JONG, G. & NEWMAN, B., 1991.– The effects of phenotypic plasticity on genetic correlations. *TREE*, : 122-126.

TADKOWSKI, T.M. & HYLAND, K.E., 1979.– The developmental stages of *Aplodontopus sciuricola* (Astigmata) from *Tamias striatus* L. (Sciuridae) in North America. *In* PIFFL, E. (ed.), *Proc. 4th Int. Congr. Acarology*, Akadiamiai Kiado, Budapest : 321-326.

THOMSON, J.D., 1991.– Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *TREE*, 6 : 246-249.

WEST-EBERHARD, M.J. 1989.– Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Ann. Rev. Syst.*, 20 : 249-278.

WILSON, D.S., 1982.– Genetic polymorphism for carrier preference in a phoretic mite. *Ann. Ent. Soc. Amer.* : 75 : 293-296.

WILSON, D.S. & KNOLLENBERG, W.G., 1987.– Adaptive indirect effects : the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites. *Evol. Ecol.*, 1 : 139-159.

WRIGHT, S., 1969.– *Evolution and the genetics of population. Vol. 2. The theory of gene frequencies*. Univ. Chicago Press.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

La plasticité phénotypique est la capacité d'un génotype de s'exprimer différemment selon les circonstances. Dans les habitats imprévisibles, l'émigration permet d'échapper à des conditions devenues défavorables. Parmi les stratégies de dispersion, la phorésie se distingue par le fait que l'émigrant utilise un autre animal pour voyager. Il s'agit d'une symbiose temporaire qui peut évoluer vers une association permanente.

Avec WEST-EBERHARD (1989), on peut distinguer plusieurs catégories de plasticité phénotypiques :

- Phénotype alternatif ou polymorphisme : on rencontre plusieurs morphotypes chez un même stade
- Plasticité conditionnelle : l'alternatif adopté dépend des circonstances
- L'échange combiné: l'alternatif dépend d'une combinaison génotype x environnement.
- Polyphénisme : norme de réaction continue, apparemment non observé chez les acariens phorétiques.
- Hétéromorphie : l'alternatif est hétéromorphe, différent des autres stades.

La phorésie peut être facultative, provoquée par des facteurs densité-dépendants ou environnementaux. Elle peut être obligatoire, saisonnière ou cyclique, lorsqu'elle intervient à chaque génération. La phorésie saisonnière est fréquente dans les habitats pérennes, bois mort, trous d'arbre, guano de grotte... L'émigration est provoquée par des facteurs climatiques agissant eux-mêmes sur l'activité de l'hôte, notamment l'envol des imagos. Les phorétiques cycliques tirent leurs ressources de l'hôte ou de son nid. Les acariens sont généralement phorétiques sur les hôtes adultes, puis le cycle biologique de leur progéniture est synchronisé par le développement des jeunes hôtes de façon à ce que l'émigration coïncide avec les déplacements du futur transporteur. La corrélation du cycle est régulée par des signaux émis par les hôtes : phéromones, sécrétions, activité

Source : MNHN

maternelle ou sexuelle. Elle peut passer par la consommation des métabolites produits par l'hôte (paraphagie), voire l'absorption de l'hémolymphe chez les parasites. Les phorétiques cycliques sont des associés sténoxènes permanents.

Le déclenchement de l'émigration phorétique constitue donc toujours une réponse conditionnelle à des stimuli externes.

Le polymorphisme se traduit par un bimorphisme entre phénotype sédentaire et forme phorétique (phorétomorphe) au sein d'un même stade. L'apparition des phorétomorphes est souvent provoquée par un stress, elle semble épigénétique car la production de l'un ou de l'autre morphe ne dépend pas du phénotype parental. Dans les habitats pérennes, le taux de production des émigrants phorétiques peut varier d'une génération à l'autre selon les conditions : on a observé une corrélation significative entre le degré de décomposition du bois et le flux d'émigration chez une population d'uropodides suivie pendant 6 ans dans un arbre mort.

L'échange combiné a été observé en conditions artificielles chez l'acaridide *Lepidoglyphus destructor*. Chez ce groupe, le stade alternatif phorétique, ou hypope, apparaît en cas de perturbation. Chez les souches élevées depuis plusieurs années en conditions nutritionnelles favorables, la capacité de produire des hypopes diminue alors que les populations sauvages produisent un grand nombre de phorontes. Le caractère "production d'hypope" est héréditaire (génotypique) alors que l'apparition du stade hypope est provoqué par un stress nutritionnel (épigénétique). Le switch peut aboutir à la perte irréversible du caractère "hypope" dans les milieux stables. C'est le cas d'*Acarus siro* qui a colonisé les denrées conservées.

Le comportement phorétique a permis l'invasion de nouvelles niches qui ont finalement entraîné des phénomènes de spéciation. Le phoronte, à l'origine seul stade en contact avec l'hôte, évolue différemment de la population sédentaire. Comme chez les parasites, on rencontre des phénomènes de spéciation sympatrique soit par polymorphisme génétique du choix des hôtes soit par divergence de la population hôte. On rencontre aussi des captures latérales d'un nouvel hôte, comme chez *Varroa jacobsoni*, le parasite de l'abeille. En cas de switch, la perte définitive de l'alternatif conduit à des isolements. En cas d'évolution parasitaire, le stade phorétique tend à disparaître et l'adoption de ce nouveau mode de vie est irréversible.

Bien que la plasticité phénotypique s'exprime épigénétiquement, il paraît évident que les génotypes qui favorisent cette variabilité sont fortement sélectionnés dans les milieux fluctuants ou éphémères.

Les pressions de sélection s'exercent surtout sur les processus de rencontre et de reconnaissance de l'hôte qui mènera à un site adéquat. Des isolements peuvent survenir par augmentation de la spécificité hôte/phorétique.

Source : MNHN

Sixième Congrès Européen d'Écologie

La publication des textes du sixième **Congrès Européen d'Écologie** vient de s'achever par l'Édition d'un volume chez LAVOISIER.

Lors du Congrès, il vous a été remis gratuitement le volume des abstracts correspondant à un fascicule de la revue *Mésogée* (n° 52, 1992).

Les organisateurs vous informent qu'une grande pertie des textes ont été publiés dans deux numéros de revues scientifiques et dans un volume thématique (voir ci-contre pour les commandes).

After issuing a book by Lavoisier Publishing, all the proceedings of the 6th European Ecological Congress have been published.

During of the Congress, you have received gratuitously the volume of the abstracts published in the Journal Mésogée (n° 52, 1992).

The organizers are glad to inform you that most of the papers of the 6th European Ecological Congress have been published, after referee comments and corrections, in two scientific journals and in a thematic book (see in front prices and addresses to order).

• **ÉCOLOGIE** 25 (2) - 1994 . . . . . .65 F

• **MÉSOGÉE** 53 - 1994 . . . . . .80 F
Association des Amis du Muséum
Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille
palais Longchamp
F - 13004 Marseille

• **FUNCTIONING AND DYNAMICS OF NATURAL AND PERTURBED ECOSYSTEMS** . . . . . .600 F
Lavoisier Publishing, Paris 819 p, 1995
Bellan-Santini D., Bonin G. & C.C. Emig (Eds)
Lavoisier Publishing
11, rue Lavoisier
F-75384 Paris cedex 08

Further contact by
email to emig@com.uni-mrs.fr
bellan@com.uni-mrs.fr

fax to 33+91 04 16 35

Erratum

ROCHE, P.– L'analyse spatiale des données écologiques. Théorie et application à la végétation en Provence calcaire. Ecologie, 26 : 17-32.

Page 20 la formule de l'indice de Mantel normalisé "r" se calcule en utilisant la formule suivante :

$$r = [\frac{1}{n-1}] \sum_{ij}^{nn} [(x_{ij} - \bar{x}) / S_x] \cdot [(y_{ij} - \bar{y}) / S_y]$$

et non pas comme, il est écrit dans l'article

$$r = [\frac{1}{n-1}] \sum_{ij}^{nn} \frac{[(x_{ij} - \bar{x}) / S_x]}{[(y_{ij} - \bar{y}) / S_y]}$$

Source : MNHN

annuelles et bisannuelles dans les quadrats régulièrement fauchés, au contraire des quadrats abandonnés et des témoins plutôt dominés par des espèces pérennes. La richesse et la diversité spécifique des quadrats fauchés pendant trois ans sont significativement supérieures aux témoins et aux quadrats abandonnés. L'utilisation de groupes fonctionnels basés sur quelques caractéristiques des végétaux est discutée dans une optique de généralisation et de modélisation prédictive des effets de la gestion pour d'autres sites.

Pour compléter cette approche, la banque de graines de différents faciès de pelouse calcicole (ouverte, intensivement pâturée, haute et embroussaillée) est également échantillonnée. Les résultats montrent qu'il n'y a pas de réelle ressemblance entre les banques de graines et la végétation associée, excepté dans la pelouse pâturée intensivement. Quand la végétation évolue, les banques de graines apparaissent plus stables et sont surtout dominées par trois espèces (*Centaurium erythraea, Origanum vulgare, Hypericum perforatum*). Les banques de graines semblent donc de peu d'utilité pour restaurer des communautés riches en espèces après intensification du pâturage ou abandon. Parce que les processus de recolonisation sont les facteurs critiques, la gestion de pelouses diversifiées doit donc être envisagée pour préserver une communauté et pour améliorer les processus de dispersion d'une pelouse "source" à des pelouses cibles.La macrofaune du sol est constituée d'espèces clés fonctionnelles (dégradation de la matière organique). Au cours d'une succession secondaire post-pastorale en pelouse calcicole, l'étude de la composition des communautés de macrofaune a été réalisée afin d'appréhender les facteurs responsables de leur distribution et de leur structure. Les résultats montrent une évolution contrastée des différentes populations en rapport avec l'apparition d'une couverture arborée et des changements dans la qualité des litières. Dans les parcelles à végétation herbacée, les espèces épigées dominent contrairement aux parcelles boisées. Si la richesse taxinomique est maximum dans la pelouse en exclos, chaque parcelle demeure cependant caractérisée par la présence de certains groupes taxinomiques. En conséquence, les systèmes de gestion conservatoire mis en place pour la conservation biologique de pelouses calcicoles riches en plantes et en invertébrés doivent également préserver la diversité des communautés de macrofaune du sol par la réalisation de systèmes de gestion tournants.

Gestion conservatoire par le pâturage

En Europe, de nombreuses études ont été menées sur la gestion par le pâturage pour conserver la biodiversité des pelouses calcicoles mais son impact sur la composition minérale de la végétation est encore inconnu. Afin de mieux cerner les relations qui existent entre les teneurs minérales et la gestion, les espèces végétales dominantes de deux parcelles à gestion contrastée (abandonnée et pâturée) ont été échantillonnées mensuellement en 1992 pour analyses minérales. Ces analyses ont également été réalisées sur des échantillons moyens des phytocénoses ainsi que des feuilles et écorces des arbustes présents dans les parcelles. La composition floristique des parcelles a été inventoriée par la méthode des quadrats permanents. Si le pâturage induit des modifications dans les cortèges floristiques par l'apparition d'espèces et un meilleur équilibre entre les différentes populations végétales, il n'existe cependant pas de différence notable entre la valeur agronomique et la composition chimique des deux herbages et de leur sol.

Des différences temporelles et spatiales dans les teneurs minérales spécifiques existent cependant. Les espèces habituellement consommées par les races ovines améliorées présentent une carence en oligo-éléments au contraire des espèces refusées et de certains arbustes. L'utilisation d'un Coefficient Spécifique Relatif à la contribution de certaines espèces en oligo-éléments permet également de visualiser une évolution mensuelle contrastée entre les deux parcelles. Certaines espèces enrichissantes apparaissent dans la pelouse pâturée mais il se pose le problème de leur consommation par les moutons. Les plans de gestion élaborés pour la conservation biologique des pelouses doivent donc tenir compte de cette ressource non utilisée et de sa régénération pour la réalisation d'un système de pâturage soutenable.

Conclusion

Les pelouses calcicoles sont des écosystèmes semi-naturels. A l'échelle du paysage, les successions végétales secondaires qui se mettent en place depuis leur abandon agricole sont multi-directionnelles et ont une origine multi-causale pour partie liée à la variabilité des pratiques agricoles anciennes. A l'échelle de différents compartiments de l'écosystème (sol, phytocénose) les successions ont une influence sur la biodiversité des communautés. Celles-ci sont définies par les facteurs écologiques qui caractérisent les pelouses (sol, microclimat) et les stratégies adaptatives des espèces (stratégies démographiques, stratégies de croissance). L'importance et l'amplitude des perturbations (pâturage, labour, éboulement...) semble cependant jouer un rôle primordial sur la composition des communautés tout comme les stratégies d'établissement spécifiques (sensus GRIME). La classification des différentes communautés en groupes fonctionnels permet de pallier à la variabilité taxinomique des différents sites, et autorise donc une possible généralisation des impacts des successions ou de la gestion conservatoire. Si le pâturage extensif apparaît comme un outil intéressant pour la restauration de pelouses diversifiées, les gestionnaires doivent cependant tenir compte des caractéristiques de la ressource herbagère. Face à la dynamique successionnelle des pelouses et à la nécessité de conserver l'ensemble des stades de la succession dans des échelles spatio-temporelles variées, il apparaît nécessaire que la gestion de ces écosystèmes soit intégrée dans des réseaux de réserves interconnectées par la réalisation de corridors écologiques assurant des liaisons écologiques (transport de graines et de pupes) et agronomiques (complémentarité minérale) entre les sites.

Mohamed Mejdeddine KRAIEM.– *Systématique, Biogéographie et Bio-Ecologie de* Barbus callensis, *Valenciennes, 1842 (Poissons, Cyprinidae) de Tunisie.* Thèse de Doctorat d'État Es Sciences Biologiques soutenue le 11 avril 1994 à Tunis.

Après un aperçu sur l'origine, la biogéographie et la systématique de *Barbus callensis*, la présente étude a permis d'établir pour la première fois en Tunisie les caractéristiques écobiologiques de cette espèce.

Du fait de son abondance et de sa large répartition en Tunisie, ce poisson constitue une composante clé de l'ichtyofaune d'eau douce aussi bien autochtone qu'introduite.

L'étude démographique des populations des différents milieux prospectés permet de faire les constatations suivantes :

Source : MNHN

1) Les densités et biomasses sont plus importantes dans le nord et plus particulièrement dans le Nord-Ouest où le réseau hydrographique est plus riche en oueds pérennes. Le nord-est, le Sahel et le Centre présentent dans un ordre décroissant des densités et biomasses de plus en plus faibles. Cette variation semble être liée essentiellement au débit et à la capacité biogénique du milieu. C'est ce qui explique les abondances et les biomasses relativement élevées dans les retenues des barrages. La répartition spatio-temporelle de la densité et de la biomasse des Barbeaux selon les faciès du cours d'eau montre, d'une part, que les zones moyennement profondes, assez courantes sur fond pierreux et présentant des abris rocheux ou végétaux, sont généralement les biotopes préférés de ces poissons. D'autre part, la densité et la biomasse présentent les valeurs les plus élevés au printemps et en début d'été, ce qui correspond à la période de frai de cette espèce.

2) La structure d'âge des populations de Barbeaux est beaucoup plus homogène dans les milieux pérennes. Elle est influencée par de fréquents accidents climatiques (crues et surtout sécheresses), touchant beaucoup plus les oueds, et qui engendrent des discontinuités. Dans certains réservoirs cette discontinuité est provoquée par la prédation du Sandre nouvellement introduit en Tunisie. *Barbus callensis* présente une longévité maximale de 8 ans dans les oueds et de 14 ans dans les réservoirs. Ceci est lié à une croissance linéaire et pondérale plus rapide, ainsi qu'à une condition physique meilleure dans les réservoirs que dans les oueds. Cette croissance est plus proche de celle de *B. barbus* d'Europe (avec des valeurs légèrement inférieures chez *B. callensis*) que de celle de *B. bocagei* d'Espagne ou *B. luteus* d'Irak (avec des valeurs nettement supérieures pour *B. callensis*).
L'étude différentielle des deux sexes révèle une croissance plus rapide chez les Barbeaux femelles et relativement lente chez les mâles.

3) L'acquisition de la maturité sexuelle est relativement précoce chez les mâles (2-3 ans); elle est tardive chez les femelles (5-6 ans).
La période de frai de *B. callensis* s'étale de fin mai jusqu'à début juillet et se caractérise par une seule ponte fractionnée. La fécondité est relativement faible ; elle est liée à la croissance du poisson et aussi à celle des gonades.

4) L'analyse qualitative et quantitative des contenus stomacaux met en évidence un régime alimentaire assez diversifié et à dominance animale, avec une composante permanente constituée, par ordre de dominance décroissante, de larves d'insectes Diptères (Chironomidae et Simuliidae), Éphéméroptères, Trichoptères, d'algues et de Nématodes.

Ce régime paraît, d'autre part, davantage lié à la taille et à l'âge du Barbeau qu'à la composition de la biocénose benthique. La taille des proies ingérées augmente avec l'âge du poisson. En effet, les jeunes individus sont plutôt algivores et micro zoobenthophages ; les individus adultes sont plutôt benthophages avec une composante végétale qui prend de l'importance avec l'âge.

L'activité alimentaire de *B. callensis* est essentiellement diurne. Elle semble être perturbée par les variations hydrologiques et semble régresser en hiver (hibernation et crues) et nettement au Printemps chez les adultes (période de frai).

5) Les tests mesurant les exigences écologiques de *B. callensis* vis-à-vis de la température et de la salinité ont permis de relever une tolérance importante à ces deux facteurs (seuils létaux supérieurs à 33 °C et 15 $g.l^{-1}$).
Cette valence écologique importante lui permet de s'acclimater à divers milieux. C'est ce qui explique la large aire biogéographique qu'il occupe.

6) Enfin, les approches biométriques et biochimiques mettent en évidence une homogénéité apparente au niveau de la structure génétique des populations de *B. callensis* étudiées. Ces populations présentent en effet un faible polymorphisme. On remarque cependant, un certain isolement des populations du Nord-Ouest (essentiellement celles des oueds Ennour et Barbara) appartenant à un bassin algéro-tunisien.

Tout en gardant leur pool génique original, les populations de *B. callensis* de Tunisie semblent devoir acquérir progressivement des caractères écologiques propres.

Jean-Claude GEGOUT.– ***Étude des relations entré les ressources minérales du sol et la végétation forestière dans les Vosges.*** **Thèse de l'Université de Nancy I, soutenue le 2 mars 1995. 215 pages + 110 pages d'annexes.**

L'objectif de ce travail est de déterminer le comportement de 157 espèces forestières du massif vosgien vis-à-vis de divers paramètres de la nutrition minérale : bases échangeables, cations de l'acidité d'échange, taux de saturation, pH, carbone, azote et rapport C/N. Les variations de comportement nutritionnel de ces espèces herbacées et arborescentes sont également étudiées en fonction de quelques grands facteurs du milieu. Enfin, la qualité du caractère bio-indicateur de la végétation constitue la dernière problématique abordée.

L'étude repose sur l'utilisation de 473 relevés phytoécologiques répartis selon un plan d'échantillonnage stratifié suivant le type d'humus, l'altitude et le substrat géologique. Plusieurs méthodes de traitement sont utilisées pour analyser l'ensemble des données. La principale, la méthode de la fenêtre mobile, est une approche récente qui permet de calculer la fréquence des espèces pour n'importe quelle valeur d'une ou deux variables de milieu. Cette méthode permet de calculer la fréquence d'une espèce pour chaque valeur d'une variable en tenant compte des occurrences et des absences de cette espèce pour une gamme de valeurs centrée autour de celle qui est étudiée. Les résultats sont représentés graphiquement par une courbe continue correspondant à la fréquence relative de l'espèce en fonction de la variable observée. Dans la thèse, les profils écologiques permettent en outre de visualiser la contribution de chaque classe d'abondance à la fréquence relative de l'espèce ; Les concepts d'optimum et d'amplitude écologiques sont reformulés pour tenir compte de cette approche particulière.

Source : MNHN

L'étude a d'abord permis d'établir le signalement écologique complet -distribution et résumés numériques- des 157 espèces étudiées vis-à-vis de toutes les variables de richesse minérale prises en compte.

L'analyse confirme l'importance du calcium, du magnésium, de l'aluminium, des protons et du fer pour la nutrition minérale des espèces. Il existe, d'autre part, des relations étroites entre certains groupes d'espèces aux exigences trophiques communes et certaines variables du gradient trophique. Les espèces acidiphiles réagissent particulièrement aux variations de pH et de C/N. Par contre, la plupart des neutrophiles sont plutôt sensibles à l'aluminium. Plus précisément, l'analyse simultanée des variations de fréquence des espèces en fonction de la somme des bases échangeables et de l'aluminium montre que pour une quantité de bases fixée, environ 50 % des espèces étudiées se révèlent être sensibles à de fortes quantités d'ions aluminium présentes dans l'horizon Al. Les espèces concernées sont toutes celles qui exigent une bonne alimentation en bases (espèces acidiclines et neutrophiles).

L'observation des ordinations des optimums vis-à-vis de toutes les variables analysées laisse apparaître un effet semblable de la plupart d'entre elles sur la végétation : les optimums des espèces s'ordonnent en effet de façon similaire pour les deux-tiers des paramètres étudiés. Il semble donc raisonnable de résumer ces variables par un paramètre synthétique caractérisant le niveau trophique de l'horizon Al. L'évaluation de la pertinence des variables synthétiques traditionnelles révèle que le S/T mesuré au pH du sol traduit avec le plus de précision les variations de végétation dues aux conditions de nutrition. Un outil récent de traitement des données, l'analyse canonique des correspondance, a permis de construire un nouveau descripteur performant de la nutrition minérale. Celui-ci combine de façon optimale le S/T, le C/N et le type d'humus. Le comportement des espèces vis-à-vis de ce paramètre varie avec les ressources minérales situées en profondeur, l'altitude et la situation géographique des relevés.

L'ensemble des analyses réalisées démontre une sensibilité marquée des espèces aux facteurs trophiques qui justifie l'étude de leur caractère bio-indicateur. La comparaison des résultats obtenus par l'ensemble des techniques de prédiction testées met en évidence la supériorité de la régression logistique et des approches utilisant la valeur indicatrice des espèces (Analyse canonique des correspondances et optimums écologiques) sur les autres méthodes. Ces trois approches fournissent des résultats de qualité supérieure à ceux indiqués par un expert.

Philippe LEGRAND.– ***Populations d'armillaires dans des hêtraies du Massif Central. Développement d'*****Armillaria ostoyae** ***(Romagnesi) Herink*****. Soutenue le 22 mars 1994 à l'Université Paul Sabatier de Toulouse III. 189 p.**

Différents types d'échantillons d'armillaires (rhizomorphes souterrains, mycéliums sur souches et carpophores) ont fait l'objet d'une récolte et d'un isolement dans quatre peuplements forestiers formant les maillons d'une chaîne écologique dans laquelle l'importance *d'Armillaria ostoyae* va croissant :

• une hêtraie pure montagnarde avec *Armillaria gallica, Armillaria cepistipes* et *Armillaria ostoyae* présente à l'état disséminé;

• une hêtraie montagnarde enrésinée il y a soixante ans et faisant place aujourd'hui à un peuplement de sapin pectiné, où *Armillaria ostoyae* est en passe de devenir prépondérante, alors *qu'Armillaria gallica et Armillaria cepistipes* sont encore bien représentées ;

• un jeune semis de pin sylvestre et bouleau faisant suite à un peuplement mixte feuillus-pin sylvestre, où *Armillaria ostoyae* est seule présente et se comporte en parasite actif sur les pins.

La cartographie des clones, déterminés par l'incompatibilité somatique, a permis de préciser, pour chaque site, la répartition spatiale des espèces et des clones, notamment les recouvrements dans l'espace entre clones d'espèces différentes, alors que deux clones d'une même espèce ne se mélangent que sur leur frontière commune.

Dans un certain nombre de situations, d'autres méthodes de définition des clones ont pu être mises en oeuvre et comparées. L'utilisation des allèles d'incompatibilité sexuelle comme marqueurs génétiques et l'analyse de l'ADN nucléaire par RAPD valident l'utilisation de l'incompatibilité somatique en routine. Dans deux cas, l'incompatibilité somatique a permis de distinguer des clones *d'Armillaria ostoyae* isogéniques pour les allèles d'incompatibilité sexuelle. Dans trois cas, l'analyse de l'ADN nucléaire par RAPD a permis de subdiviser des clones somatiques. Les allèles d'incompatibilité sexuelle et l'analyse de l'ADN mitochondrial apportent des renseignements supplémentaires sur la variabilité génétique et la filiation entre clones, alors que l'analyse des isoenzymes` demande à être approfondie.

La succession écologique des différentes espèces d'armillaires dans la hêtraie d'altitude enrésinée est discutée, ainsi que la stratégie de colonisation *d'Armillaria ostoyae* dans une foret de conifères et les facteurs qui peuvent contribuer à l'expression de son pouvoir pathogène. Cette espèce se montre en effet un colonisateur performant des substrats disponibles en foret résineuse, pouvant ainsi devenir l'espèce d'armillaire exclusive.

Jean-Marc BOUCHY.– ***Écologie des Oligochètes dulçaquicoles et impact de la turbation des limnodriles sur les sédiments.*** **Thèse soutenue à Créteil le 21 décembre 1995. Jury : E. GARNIER-ZARLI (Directeur de thèse,) N. GIANI (Rapporteur), M. LAFONT (Rapporteur), G. JOSENS, P. LAVELLE, F. TOUTAIN (Examinateurs).**

Les oligochètes dulçaquicoles, fortement représentés dans les sédiments continentaux, apparaissent représentatifs de la qualité des milieux et jouent un rôle majeur dans le remaniement des sédiments superficiels.

L'étude qualitative de l'Orge (Essonne), cours d'eau périurbain, a montré que les peuplements d'oligochètes réagissaient fortement aux altérations de la rivière en présentant des structures particulièrement simplifiées.

Source : MNHN

Ce groupe faunistique peut être considéré comme descripteur d'un vaste ensemble de fonctionnalités de l'écosystème rivière. Son utilisation par la méthode indicielle IOBS, dans le cadre de stations altérées, a mis en évidence une bonne sensibilité de l'indice qui constitue, de ce fait, un outil particulièrement adapté au suivi de cours d'eau pollués.

En milieu expérimental, l'activité annélienne a engendré d'importantes modifications des teneurs et des transferts des ions chimiques dans les sédiments, les eaux interstitielles et les eaux surnageantes. Ces transformations sont induites majoritairement, voire complètement, par le remaniement structural des sédiments. Ainsi, les *Limnodrilus spp.,* en créant une strate de déjections enrichie en colloïdes argileux, permettent l'augmentation des surfaces de fixation et d'échanges et, en augmentant l'épaisseur de la strate aérobie, favorisent la mobilisation d'éléments chimiques dans les eaux interstitielles sous-jacentes et leur précipitation au niveau de la strate supérieure des sédiments. Les *Turbificidae* jouent en outre un rôle actif dans la formation de macro-agrégats organo-minéraux stables, de taille comprise entre 200 et 50 µm, dans les premiers centimètres du sédiment.

Bien que les extrapolations vers le milieu naturel soient à considérer avec prudence, les différents résultats obtenus en conditions expérimentales laissent penser que l'activité turbatrice des oligochètes dulçaquicoles joue un rôle écologique significatif au niveau des cycles biogéochimiques des constituants sédimentaires.

Diep THI MY HANH.– ***Influence des contraintes édaphiques sur la nutrition minérale, le développement et la production du Cocotier (*Cocos nucifera *L.) dans des sols sulfates acides salés ou non salés du delta du Mékong : effet améliorant d'un apport de phosphate naturel.*** **Thèse soutenue à Paris le 1er décembre 1994. Jury : M. LOUGUET (Président), M. GARNIER-ZARLI (Directeur de thèse), M. DE NUCE DE LAMOTHE Rapporteur, M. SAFRAN Rapporteur, M. PHUNG TRUNG NGAN Rapporteur, M. TRUONG BINH, M. MARIUS Examinateurs.**

La production d'huile végétale est un enjeu économique majeur au Viet-Nam. Cependant, l'extension de la culture du cocotier à des sols sulfatés acides ou sulfatés acides salés, carencés en phosphore et en calcium, a entraîné une chute importante de la production par comparaison aux sols alluviaux. Ces carences ont été confirmées par le diagnostic foliaire mais aussi racinaire.

Les potentiels hydriques élevés montrent que le cocotier ne souffre pas de stress hydrique dans le delta du Mékong même en saison sèche. Par contre, pendant cette saison, dans les zones soumises à l'influence de la marée, la salinité élevée provoque la fermeture des stomates et la baisse de l'assimilation photosynthétique. Le taux de sodium et un milieu asphyxique sont les causes d'une inhibition de la croissance des systèmes racinaire et aérien. L'augmentation excessive des teneurs en ions toxiques (Fe^{3+}, Al^{3+}, Na^{+}) dans les racines par rapport aux feuilles a montré leur rôle filtrant.

Un essai conduit avec des jeunes plants arrosés à l'eau salée, a permis de déterminer un niveau de salinité optimum (5 ‰) et confirme le rôle de filtre des racines.

L'apport de phosphate naturel augmente le nombre de noix et le poids de coprah par cocotier, l'effet étant relativement plus important avec les sols sulfatés acides salés. La solubilité de l'engrais phosphaté et sa teneur en calcium jouent un rôle essentiel dans l'efficacité du traitement : le calcium remonte le pH ce qui diminue l'activité des ions Al^{3+} et améliore la structure du sol, le phosphore corrige sa carence et complexe une partie de Al.

En se limitant aux zones où la salinité est inférieure à 10 ‰ de nouvelles plantations pourraient être développées sur plus de 100.000 ha dans le delta du Mékong.

Isabelle GRECH.– ***Biodégradation des parois végétales lignifiées par deux espèces de termites xylophages : mise en évidence de la dégradation microbienne de monomères aromatiques méthoxyles en anaérobiose chez*** **Nasutitermes lujae. Thèse soutenue à Créteil le 20 décembre 1994. Jury : M. NOIROT (Président), M. GARNIER-ZARLI (Directeur de thèse), M. GARCIA Rapporteur, M. RIMBAULT (Rapporteur), M. OLLIVIER, M. MBESLE (Examinateurs).**

L'étude de la dégradation dès parois végétales ligneuses de bois d'épicéa (monomères aromatiques des lignines de type gaïacyle) et de peuplier (type gaïacyle/syringyle) par deux termites xylophages, *Nasutitermes lujae* (supérieur) et *Reticulitermes santonensis* (inférieur) a mis en évidence l'existence d'un processus de délignification. L'observation du bol alimentaire en microscopie électronique à transmission a montré que les parois secondaires du bois de l'angiosperme étaient majoritairement dégradées au cours du transit intestinal chez les deux termites. La composition en monomères aromatiques variant en fonction du bois mais également selon la couche pariétale donnée, il est apparu que les constituants aromatiques de type syringyle étaient plus soumis à la biodégradation que leurs homologues gaïacyle. La contribution des symbiontes bactériens intestinaux est prépondérante dans ce processus chez le termite supérieur alors que seuls les protozoaires semblent à l'origine de la dégradation chez le termite inférieur. L'isolement, sur des monomères aromatiques dérivés de la lignine, de bactéries anaérobies strictes issues du tube digestif des deux espèces, s'est avéré infructueux chez *Reticulitermes santonensis* mais chez *Nasutitermes lujae,* une bactérie, dégradant des monomères aromatiques méthoxylés, a été isolée. Cette souche dégrade complétement les acides aromatiques méthoxylés trisubstitués de type syringyle en acétate (4 mol). Elle utilise de plus le soufre d'origine minérale et organique (cystéine) comme accepteurs de méthyl pour produire des composés soufrés volatils méthylés. Les acides cinnamiques méthoxylés disubstitués de type gaïacyle sont partiellement dégradés en vanillate, acétate et sulfure de diméthyle. Le vanillate est ensuite déméthylé et décarboxylé avec accumulation de catéchol et d'acétate. La biochimie des réactions mises en jeu est inconnue. L'existence d'une nouvelle voie de dégradation apparaît probable. Cette bactérie constitue un nouveau genre : *Termitobacter aceticus* gen. nov., sp. nov. Son importance et son rôle dans le métabolisme du termite xylophage sont discutés.

Source : MNHN

Mathurin Yves TDJONDO.– ***Propriétés d'échange ionique des sols ferrallitiques argileux de la vallée du Niari et sableux du plateau de Mbe-Bateke au Congo : application à la correction de leur acidité.*** **Thèse soutenue à Créteil le 15 décembre 1994. Jury : M. GARNIER-ZARLI (Directeur de thèse), M. PEDRO (Rapporteur), M. VIZIER (Rapporteur), M. CAMBIER (Rapporteur), M. LOUGUET, M. MOREAU (Examinateurs).**

L'étude de l'acidité des sols et de sa correction a porté sur les sols ferralitiques de la Vallée du Niari et du plateau de Mbé-Batéké au Congo. Les observations ont été réalisées respectivement à Mantsoumba sur un site sous culture mécanisée de manioc depuis 15 ans et au PK 45, après trois ans de culture à base de manioc.

Après la présentation des sols acides d'intérêt agricole dans leur contexte naturel, ce travail a procédé à une première évaluation des pratiques utilisées dans la correction de l'acidité, notamment le recours au calcaire broyé de Madingou. Grâce à des observations et prélèvements d'échantillons de sol dans des situations culturales contrastées, il a été établi un constat de dégradation des propriétés physico-chimiques des sols sous culture.

Des études plus fines ont été mises en œuvre, concernant la nature et la réactivité du complexe d'échange. Les constituants minéraux des sols ont été caractérisés ainsi que leur réactivité, en privilégiant la prévision de leur comportement global lors de l'acidification du sol ou la correction de l'acidité.

Une incubation pendant 3 mois en conditions contrôlées de laboratoire a permis de mieux apprécier les effets des apports de calcaire et de Pueraria sur la réaction et le complexe d'échange des sols. Les modifications de la dynamique d'échange à l'interface sol-solution ont été étudiées par des simulations de la lixiviation sous pluviométrie locale et par la technique de l'électrodialyse. Ces différents tests ou méthodes ont été validées par la mesure de l'absorption des éléments minéraux par une plante-test, le *ray grass* d'Italie cultivé sous serre, en vases de végétation.

Des propositions ont ainsi été faites concernant les approches méthodologiques, la connaissance du fonctionnement des sols étudiés et les perspectives pour des travaux futurs.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

Paul ISENMANN.– ***Oiseaux de Camargue*****. Ed. SEOF - MNHN Brunoy, 1993. 150 pages, nbr. illustr., Prix : 124 Francs.**

Paul ISENMANN avait déjà publié en 1981 un ouvrage sur les oiseaux de Camargue, en collaboration avec J. BLONDEL. Ce second ouvrage ne fait pas double emploi avec le premier. En effet, le milieu camarguais évolue vite, et une mise au point s'avère utile. Mais surtout, par sa conception et sa présentation, ce nouvel ouvrage vise un public plus large, celui de la recherche ornithologique.

Après une préface de Luc HOFFMANN, fondateur et directeur de la Tour du Valat, qui a joué un rôle majeur dans la connaissance des oiseaux de Camargue, la première partie de l'ouvrage, illustrée de cartes et de photos, traite du paysage camarguais. Quelques généralités sont données ensuite sur la nidification, les migrations et l'hivernage des oiseaux locaux. Les changements en cours des milieux naturels sont brièvement décrits. Le statut présent et passé de chaque espèce est précisé, migrations, hivernage, nidification. Les mentions d'espèces exceptionnelles sont détaillées. L'ouvrage se termine par une bibliographie complète. Les ornithologues anglophones, nombreux à visiter la Camargue, n'ont pas été oubliés, et une traduction en anglais est donnée en parallèle des textes en français.

Le présent ouvrage n'est pas un guide d'identification. De tels guides existent déjà et il est inutile de les répéter. Ce type d'ouvrage vise en fait à satisfaire la demande d'un public nouveau et de plus en plus nombreux, celui des "amateurs éclairés", qui recherchent des volumes de petit format, aux textes brefs mais scientifiquement irréprochables, tournés vers la localisation des espèces sur le terrain, et terminés par une bonne bibliographie susceptible d'orienter les recherches de celui qui veut en savoir plus sur un point particulier. Dans l'optique de ce public, un ouvrage réussi est aussi un ouvrage agréable à consulter, où le lecteur retrouve à travers une riche illustration une évocation d'un milieu naturel qu'il connaît, ou qu'il se propose de visiter. Grâce à une iconographie et un sens de la mise en page remarquables, les auteurs, illustrateurs et éditeurs des *"Oiseaux de Camargue"* ont réussi à joindre l'agréable à l'utile. Ils doivent être encouragés à persévérer dans une conception éditoriale originale, qu'ils avaient déjà inaugurée avec bonheur dans un ouvrage du même type *"Les oiseaux de Guyane"*.

André BROSSET

P.M. KAPPELER & J.U. GANZHORN.– ***Lemur Social Systems and their Ecological Basis*****. Ed. Plenum Press, New York, London, 1993.**

Lors du 14ème Congrès de la Société Internationale de Primatologie, tenu à Strasbourg en 1992, un symposium intitulé *"Lemur Social Systems and Their Ecological Basis"* a été organisé à l'initiative du Professeur Gerald DOYLE de Johannesburg (Afrique du Sud). L'objectif était de faire le point des connaissances acquises en 20 ans sur l'écologie des Lémuriens, c'est-à-dire depuis la première Conférence internationale sur la Biologie des Prosimiens à Londres en 1972. Cette réunion a donné lieu à 15 communications orales, d'auteurs pour la plupart américains (un seul français au rang de troisième auteur). Celles-ci sont réunies dans ce livre sous forme d'une suite d'articles rédigés en anglais, mais très utilement complétés par la traduction française des résumés, en fin de volume. A cela s'ajoutent deux articles de synthèse.

L'ouvrage commence par des données nouvelles sur l'organisation sociale et ses variations selon le type et l'état du milieu, sur les domaines vitaux et sur le comportement et l'utilisation des ressources alimentaires chez trois taxa jusqu'à alors très peu étudiés : *Daubentonia madagascariensis*, *Eulemur macaco macaco* et *Varecia variegata rubra*. Les résultats concernant la première espèce sont particulièrement intéressants car ils mettent en évidence, par exemple, que la distribution spatiale du Aye-aye semble opposée à celle des autres primates nocturnes. En effet, les territoires des mâles se superposent largement tandis que ceux des femelles sont apparemment bien séparés.

On aborde ensuite la prédation sur les Lémuriens. Un article présente les prédateurs (Viverridae, rapaces) et les types de réponses à la prédation chez les Cheirogaleidae, Megaladapidae, Lemuridae et Indridae. Les auteurs y discutent le rôle de la prédation dans l'Evolution de ce groupe de Primates. Par ailleurs, une étude expérimentale montre que la réponse à la présence du prédateur diffère selon l'espèce de Lémurien, en fonction de la taille des individus, de la structure de l'habitat mais surtout de l'attitude des parents vis-à-vis des nouveaux-nés lorsqu'il s'agit d'effectuer des déplacements.

D'autres auteurs proposent une mise à jour des connaissances sur *Lemur catta*, sans doute l'espèce la plus étudiée. Deux articles présentent respectivement la dynamique des populations et un mode particulier d'occupation du domaine vital dans deux réserves biologiques à Madagascar. Deux autres traitent des relations entre la reproduction et l'alimentation, et donnent finalement, une explication des comportements sociaux par la compétition entre individus pour les ressources alimentaires.

Viennent ensuite les modalités d'utilisation du milieu chez certains couples d'espèces phylogénétiquement et/ou écologiquement proches. Par exemple, on découvre que les changements dans la composition du régime alimentaire chez *Lepilemur mustelinus* sont corrélés à la présence d'*Avahi laniger,* tandis que les différences dans les besoins et les choix alimentaires entre *Eulemur rubriventer* et *Eulemur fulvus rufus* sont liées au nombre de femelles reproductrices par groupe. On trouve aussi un article étudiant le rapport entre l'avènement des différentes phases de la reproduction et la disponibilité des ressources alimentaires chez deux espèces de *Propithecus*.

Les réponses des Lémuriens aux changements saisonniers de leur environnement sont également abordées, à savoir les modifications de comportement chez *Varecia variegata*, ou l'ajustement des paramètres vitaux (tels que le taux de croissance et le poids du corps de l'adulte) chez *Lemur catta* en fonction de la durée de la photopériode.

L'ouvrage se termine par deux articles de synthèse à propos de l'évolution des systèmes sociaux, sur les causes et les conséquences du dimorphisme sexuel peu prononcé, sur les relations entre période d'activité et type de système social, et sur le rôle du lien privilégié mâle-femelle dans l'évitement de l'infanticide et la flexibilité d'organisation sociale.

Source : MNHN

Plus qu'un ouvrage de référence sur des aspects très variés de l'écologie des Lémuriens, ce livre matérialise le nouvel élan que le symposium de Strasbourg a suscité chez l'ensemble des "Lémurologues". En effet, depuis 1992, deux autres Conférences Internationales ont été organisées et ont réuni un nombre important de participants, favorisant ainsi le dialogue et la prise de décisions concernant la protection de ce groupe zoologique dont certains représentants sont plus que jamais en danger d'extinction.

M. PALKA SANTINI

Gérard DUHAMEL.– ***Flore pratique illustrée des Carex de France.*** **Ed. Boubée, Paris, 1994 - 174 pages, nbr. illustr.**

Le genre *Carex* est de loin celui qui compte le plus grand nombre d'espèces parmi les Monocotylédones de la flore française. Il a par ailleurs un grand intérêt phytogéographique et écologique : contrairement à leur réputation, les *Carex* ne sont nullement des plantes inféodées aux marais ou aux stations humides, mais existent dans tous les milieux, du plus aride au plus mouillé (à l'exception des peuplements d'hydrophytes). Comme la plupart des espèces ont des exigences édaphiques et/ou climatiques plus ou moins étroites, la quasi-totalité des groupements végétaux, du littoral maritime à la haute montagne, peuvent être caractérisés par un ou plusieurs *Carex*. Si certains sont relativement communs, l'aire française de beaucoup est plus ou moins exiguë, au point d'en faire d'insignes raretés pour les 18 *Carex* figurant sur la liste nationale des espèces végétales protégées ; d'autres sont l'objet de mesures régionales de protection.

En dehors de son intérêt botanique, la connaissance des *Carex* peut apporter beaucoup tant sur l'écologie des biocénoses, comme pour la conservation de la biodiversité. L'ouvrage de G. DUHAMEL a le mérite d'attirer l'attention sur des plantes négligées dans trop d'inventaires (notamment ceux relatifs aux études d'impact) ; il contribue aussi à lever leur réputation d'être d'identification difficile. Celle-ci sera grandement facilitée par le texte descriptif précis de chaque monographie (les risques de confusion avec d'autres espèces sont éventuellement évoqués), l'excellence des figures (utricule et bractée femelle, à la même échelle), plusieurs tableaux comparatifs sur des groupes d'espèces voisines, enfin les planches photographiques d'herbiers montrant de façon didactique le port de chaque espèce en état optimal de maturation.

L'ouvrage est précédé d'une étude morphologique insistant sur les caractères d'identification les plus importants, et de clés de détermination de conception originale, notamment par le souci de mettre au second plan les caractères de l'appareil souterrain, ne serait-ce que pour ne pas inciter à l'arrachage de certaines espèces rares... L'expérience montre en outre que l'opposition entre *Carex* cespiteux et rhizomateux n'est pas aussi nette que l'affirment les flores classiques.

Si les espèces bénéficiant d'une protection nationale sont citées, il n'en est pas de même pour les *Carex* protégés régionalement : bien que les listes correspondantes n'existent pas encore dans quelques régions, cette information aurait tout de même permis d'aider à faire connaître l'inégale répartition de certaines espèces, considérées (à tort) comme relativement communes dans une large partie de notre territoire : cas des *Carex diandra*, *C. curta*, *C. loevigata*... Quelques autres données chorologiques mériteraient aussi d'être affinées.

En bref, cet ouvrage ne manquera pas d'intéresser les botanistes amateurs et rendra service aux personnes, de plus en plus sollicitées et de moins en moins nombreuses et/ou formées, appelées à réaliser des inventaires floristiques.

M. BOURNÉRIAS

Françoise VRAY.– ***Évaluation, modélisation et analyse des transferts expérimentaux du ^{106}Ru au sein d'un réseau trophique d'eau douce.*** **Rapport CEA, Cadarache.**

Le mémoire de la thèse de Françoise VRAY concerne les transferts du ruthénium 106 au sein d'un écosystème d'eau douce et notemment leurs modélisations. L'auteur, dans sa première partie, synthétise les connaissances actuelles sur ce radionucléïde, aussi bien d'un point de vue chimique, que d'un point de vue radioécologique.

La seconde partie de son mémoire décrit le réseau trophique expérimental utilisé : eau, sédiment, deux organismes producteurs primaires (*Scenedesmus communis*, *Chlorella pyrenoidosa*), quatre consommateurs primaires (Dreissènes, Larves de Chironomes, Daphnies et Gammares), trois consommateurs secondaires (Gardons, Carpes, Gambusies) et un consommateur tertiaire (Truite). Le ruthénium 106 a été utilisé sous sa forme trichlorure $RuCl_3$ ou sous forme complexes chlorés (ces formes ne sont vraisemblablement pas celles qui sont majoritairement rejetées dans l'environnement). Pour chaque maillon trophique, l'auteur estime expérimentalement la bioaccumulation du ruthénium directement *via* l'eau (FCe), *via* le sédiment (FT) et *via* la nourriture (FTT), ainsi que l'élimination (d'où la quantification de la période biologique Tb). De plus, l'auteur estime les paramètres invariants A_i et l_1 (définissant respectivement les constantes des phases et des cinétiques entre l'organisme et le radionucléide).

La troisième partie est consacrée à la synthèse et à la discussion des données expérimentales et aux simulations permettant de confronter ces données aux résultats d'études ou d'expériences menées *in situ*. Dans les simulations deux espèces ont été retenues : la Carpe et la Dreissène. Les résultats sont très encourageants.

Les principaux résultats peuvent être ainsi résumés :

- La répartition du ruthénium au sein des organes (organotropisme) se fait préférentiellement dans le tube digestif et secondairement dans les tissus osseux.
- Les facteurs de concentration directs à partir de l'eau diminuent d'environ une puissance de 10 entre des organismes appartenant à deux niveaux trophiques successifs : il est de l'ordre de 1000 pour les producteurs primaires, compris entre 30 et 200 pour les consommateurs de premier ordre et de 1 à 10 pour les poissons (consommateurs secondaires et tertiaires).
- Les transferts trophiques sont faibles et dépendent plus de la qualité de la proie que du niveau trophique (ils sont plus forts lorsque les proies sont plus riches en protéines).
- Les périodes biologiques sont courtes (de quelques heures à quelques jours), notamment lors des transferts trophiques.

En conclusion, ce mémoire de thèse représente une avancée certaine dans nos connaissances de la radioécologie du ruthénium, radionucléïde présent notamment dans les rejets des usines de retraitement du combustible nucléaire (en France, Marcoule et

Source : MNHN

La Hague). De plus, la mise au point de la modélisation des transferts est une contribution importante pour la mise en oeuvre de la radioprotection.

J.-C. AMIARD

François RAMADE.– ***Éléments d'Écologie - Écologie fondamentale.*** **2ème édition, Ediscience International, Paris 1994. 576 pages.**

Les ouvrages de base de F. RAMADE sur l'écologie au travers de toutes ses implications font référence.

Ainsi, les "*Éléments d'écologie - écologie appliquée*" ont connu 4 éditions en 1974 - 1979 - 1987 - 1989. Les "*Éléments d'écologie - écologie fondamentale*" ont été édités en 1984, avec un 2ème tirage en 1987. Cette deuxième édition, entièrement revue, a subi de nombreuses mises au point et s'augmente de suppléments qui font passer l'ouvrage de 397 pages à 576 pages.

Ce nouvel ouvrage reprend l'ensemble des principes fondamentaux de l'écologie en actualisant les références : exemples, bibliographie. Son but est d'offrir au lecteur, étudiant, enseignant, un large panorama de la science écologique en 1994.

En effet, l'évolution de l'écologie a été marquée durant les décennies '60 et 70 par un afflux de connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes, sur les échanges de matière et d'énergie qui assurent ce que l'on nomme leur équilibre, au sens large. Sans doute les recherches seront-elles appelées à s'orienter vers de nouvelles conceptions du fonctionnement et des flux d'échange avec le développement de l'intérêt porté au "paysage".

La décennie précédente a centré son effort sur l'écologie des populations, des peuplements, sur la modélisation et la simulation systémique à cause de l'utilisation des ordinateurs. L'écologie numérique offre, en effet, de grands avantages aux chercheurs dans le domaine de l'hypothèse et de sa vérification. Elle est aussi plus facilement adaptée aux budgets réduits des laboratoires, les recherches de terrain étant plus exigeantes en temps et en financement.

C'est cette évolution que le lecteur peut suivre à travers la nouvelle édition de l'ouvrage. Elle lui permet de se faire une opinion sur l'état actuel de l'écologie et, tout en restant informé des principes de base, de juger des apports récents et de leur valeur par rapport aux concepts de synthèse qui sous-tendent cette science.

La préface de F. BOURLIERE donne le ton, ce livre "*appelle à l'effort et à l'imagination pour résoudre les très nombreuses questions encore en suspens*". C'est un livre ouvert sur les mécanismes de la vie des systèmes de la nature.

G. RICOU

R. T. PAINE.– ***Marine Rocky Shores and Community Ecology : An experimentalist's Perspective.***

Le n° 4 d' "*Excellence in Ecology*", comme les autres Volumes de cette série est écrit par le Lauréat du Prix de l' "Ecology Institute". Il s'agit en l'occurrence de R.T. PAINE, University of Washington, Seattle, WA, USA.

Précédé aussi d'une aussi flatteuse réputation et de quelques Hommages aussi justifiés qu'appuyés, l'Auteur entreprend de nous présenter son expérience et ses conceptions personnelles sur un sujet de très grand intérêt : Marine Rocky Shores and Community Ecology : An experimentalist's Perspective.

Dans un premier Chapitre de considérations générales, l'auteur attire l'attention sur l'importance des définitions et fournit une liste de termes les plus couramment utilisés, avec la signification qu'il leur attribue. Ensuite, il définit et limite ce qu'il considère être l'expérimentation de terrain qui est bien distincte des observations sériées, expérimentales ou non.

Dans un second chapitre, l'Auteur effectue un rapide survol de certains grands pas franchis par l'Écologie (on ne comprend pas toujours la raison, voire la rigueur de ces choix) et il entend y distinguer l'Écologie d'observations, les méthodologies quantitatives, les manipulations expérimentales et, enfin, l'Écologie mathématique. Dans le sous chapitre 3, le plus développé et qui a trait aux manipulations expérimentales, il fait un très long historique de l'Écologie en général. La matière présentée n'a d'ailleurs que peu de lien, pour ne pas dire aucun, avec l'Écologie marine.

En fait, à la fin de ce chapitre, le lecteur commence sérieusement à se demander s'il ne ferait pas mieux d'en arrêter là. En effet, il y a une confusion tout à fait extraordinaire dans le propos de l'Auteur dont le manque de rigueur dans son exposé est tout à fait inhabituel de la part d'un scientifique américain. Du moins de ceux que nous avons coutume de lire, car nous, européens, avons pris depuis bien longtemps l'habitude d'explorer au maximum la littérature scientifique internationale, quitte a se colleter avec des difficultés linguistiques. C'est là, en effet, une des failles les plus considérables de l'ouvrage de R.T. PAINE et qui ne peut que mettre en question l'intérêt de son ouvrage qui se veut général : R.T. PAINE ne cite guère que la bibliographie en langue anglaise et ce, quel que soit l'auteur auquel il fait référence. Il est, à titre d'exemple, assez curieux de constater (p. 26-27) qu'il traite, sur plus d'une demi page, des travaux de SPALLANZANI (to test the hypothesis of spontaneous generation of life), de JENNER sur la "smallpox" ou de ceux de PASTEUR sur l'anthrax des ruminants seulement au travers d'un ouvrage traitant des grandes expérimentations scientifiques (HARRÉ, 1983). Il est, de même, plaisant de constater, quelques pages auparavant (p. 21) que les Britanniques au début de ce siècle faisaient des travaux remarquables en écologie de terrain, ce qui est difficilement contestable, mais en revanche que *"none of these attitudes penetrated to the other side of the English Channel"* ! Il est bien connu que lorsque la tempête sévit en Manche et en mer du Nord, le Continent est isolé. Le lecteur regrettera toutefois que ne soit pas cité le fameux ouvrage de DE BEAUCHAMP (1914), "Les Grêves de Roscoff", même s'il est fait allusion à l'article de FAUVEL (1901) sur les "variations de la Faune marine". Enfin, il serait abusif de nous plaindre puisque sur les quelques 460 références, 2 % sont en langue française, soit trois fois plus que les autres langues, non anglaises, réunies !

Ce cocorico lancé, il faut admettre que les Chapitres suivants, mieux organisés, plus rigoureux méritent qu'on ne s'interrompe point dans la lecture de ce livre qui finalement apporte beaucoup de documents sur l'Écologie des substrats solides, essentiellement dans la zone de balancement des marées. Il faut néanmoins regretter que l'auteur ait fait preuve d'une méconnaissance affligeante de la littérature, y compris récente, dans de très vastes secteurs géographiques de l'Océan mondial.

Un grand ouvrage de synthèse sur les *"Marine Rocky Shores and Community Ecology"* reste à rédiger.

D. BELLAN-SANTINI

Source : MNHN

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 26, 1995

ACOT, P.– L'écologie a cent ans : hommage à Eugenius WARMING
Ecology is hundred years hold : hommage to Eugenius WARMING ..... **5 (1)**

ARNAUD, M.-T. & BOUCHET, M.-A.– L'aire écologique du Châtaignier (*Castanea sativa* Mill.) en Cévennes
*Distribution area of Sweet Chestnut (*Casatanea sativa *Mill.) in the Cévennes* ..... **33 (1)**

ATTHIAS-BINCHE, F.– Plasticité phénotypique et polymorphismes dans les habitats fluctuants, quelques conséquences évolutives. Le cas des acariens phorétiques (Acarina)
Phenotypic plasticity and polymorphisms in variable environments, some evolutionary consequences. The case of phoretic mites (Acarina) ..... **225 (4)**

BALANÇA, G. & DE VISSCHER, M.-N.– Effets des traitements chimiques antiacridiens sur des coléoptères terrestres au nord du Burkina Faso
Impact of Chemical Grasshopper Control on Non-target Terrestrial Coleoptera in Northern Burkina Faso . **115 (2)**

BÉGUINOT, J.– Nouvelle formulation pour les profils écologiques : le profil bi-invariant
A new formulation for ecological series : the bi-unvarying serie ..... **41 (1)**

BROYER, J. & PRUDHOMME, J.– Incidence de la fertilisation sur la diversité floristique des prairies de fauche inondables dans le Val de Saône
The effects of fertilization on the flora of flooded meadows in the Saône Valley ..... **45 (1)**

CALTRAN, H., SILAN, P. & ROUX, M.– *Ligophorus imitans* (Monogenea) ectoparasite de *Liza ramada* (Teleostei) I. Populations naturelles et variabilité morphologique
Ligophorus imitans *(Monogenea) ectoparasite of Liza ramada* (Teleostei) *: I. Natural populations and morphological variability* ..... **95 (2)**

CALTRAN, H., SILAN, P. & ROUX, M.– *Ligophorus imitans* (Monogenea) ectoparasite de *Liza ramada* (Teleostei) II. Variabilité morphologique et contraintes environnementales
Ligophorus imitans *(Monogenea) ectoparasite of* Liza ramada *(Teleostei) II. Morphological variability and environmental constraints* ..... **105 (2)**

GHABBOUR, S.I.– Histoire de l'écologie en Egypte : un aperçu
History of ecology in Egypt, a glimpse ..... **67 (2)**

LEIGH, E.J. (JR.) & ROWELL, J.E.– L'évolution du mutualisme et des autres formes de relations harmonieuses entre espèces à différents niveaux dans l'organisation du vivant
The evolution of mutualism and other forms of harmony at various levels of biological organization ..... **131 (3)**

MAAMRI, A., CHERGUI, A. & PATTEE, E.– Impact des apports végétaux allochtones sur la distribution de la faune benthique dans un cours d'eau montagnard marocain, l'oued zegzel
The impact of allochthonous plant inputs on the distribution of benthic invertebrates in oued Zegzel, a Maroccan mountain stream ..... **81 (2)**

PALKA, L. & BLANDIN, P. – Editorial ..... **3 (1)**

ROBIN, A.-M. & DUCHAUFOUR, P.– Typologie des stations forestières : exemple de Fontainebleau
The typology of forest sites of the Fontainebleau forest ..... **159 (3)**

ROCHE P.– L'analyse spatiale des données écologiques. Théorie et application à la végétation en Provence calcaire
Spatial analysis of ecological data : theory and application to the vegetation in calcareous Provence ..... **17 (1)**

ROLLAND, C., CADEL, G. & SCHUELLER J.– Typologie forestière des pinèdes à crochets du Briançonnais et intérêt dendroécologique
How herbaceous plants may be used in tree-ring analysis of mountain pine forests in the briançonnais ..... **195 (4)**

SILAN, P. & LEPOMMELET, E.– Le biotope des ectoparasites branchiaux : définition de l'espace colonisé et des unités d'échantillonnage
The biotope of gill ectoparasites : Definition of the settled space and of the sampling units ..... **9 (1)**

STRASBERG, D.– Processus d'invasion par les plantes introduites à La Réunion et dynamique de la végétation sur les coulées volcaniques
Alien plant invasions on La Réunion island and vegetation dynamics on lava flows ..... **169 (3)**

VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE P.– Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace, France)
Bryological characteristics of a forest partly disconnected from the Rhine : the Offendorf nature reserve (Alsace, France) ..... **215 (4)**

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication

Review of a submitted paper

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ? OUI ☐ NON ☐
Does the introduction clearly present the aim of the work ?

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ? OUI ☐ NON ☐
Are the methods presented with enough details

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ? faible/*low* ☐ moyen/*medium* ☐ élevé/*high* ☐
What is the level of novelty of results ?

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ? OUI ☐ NON ☐
Are the discussion and conclusions correctly argued ?

● Le titre est-il suffisamment concis ? OUI ☐ NON ☐
Is the title concise enough ?

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ? OUI ☐ NON ☐
Does the little clearly reflect the content ?

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ? OUI ☐ NON ☐
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ☐ NON ☐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable OUI ☐ NON ☐

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concises enough ?
OUI ☐ NON ☐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ?
OUI ☐ NON ☐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ? OUI ☐ NON ☐

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ?

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ? OUI ☐ NON ☐

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ☐ NON ☐

Conclusions

● Article non publiable ☐
The paper cannot be pubished

● Publiable après révision majeure ☐
The paper may be published after major revision

● Publiable après révision mineure ☐
The paper can be published after minor revision

● Publiable en l'état ☐
The paper can be published as it is

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence :

- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of reviewers on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the reviewer again

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Un résumé en français et un "abstract" en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
- La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
- Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
- Les mots-clés en français et les "key-words", en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology.* Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ (format Pict), Illustrator™ (format EPS), ou enregistrées en TIFF, BMP, PCX peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs. La durée de l'analyse demandée est fixée à un mois. Il est demandé aux auteurs de répondre explicitement aux commentaires sur feuille séparée. Dans le cas où un lecteur a demandé une révision majeure, la version révisée de l'article lui est soumise pour vérification.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Source : MNHN

COTISATIONS ET ABONNEMENTS

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Ecologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Ecologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)

Numéro de Commission Paritaire : 50062

*Tous nos tarifs s'entendent en **francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
ETRANGER hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE: remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F		486,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT** : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.

LOUIS-JEAN
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 92.53.17.00
Dépôt légal : 196 — Mars 1996
Imprimé en France

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 26 - N° 4 —

Décembre 1995

SOMMAIRE

ROLLAND, C., CADEL, G. & SCHUELLER J.– Typologie forestière des pinèdes à crochets du Briançonnais et intérêt dendroécologique **195**

VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE P.– Caractéristiques bryologiques d'un système forestier alluvial partiellement déconnecté du Rhin : la réserve naturelle d'Offendorf (Alsace, France) **215**

ATTHIAS-BINCHE, F.– Plasticité phénotypique et polymorphismes dans les habitats fluctuants, quelques conséquences évolutives. Le cas des acariens phorétiques (Acarina) .. **225**

Résumés de thèses **243**

Analyses d'ouvrages **249**

CONTENTS

ROLLAND, C., CADEL, G. & SCHUELLER J.– How herbaceous plants may be used in tree-ring analysis of mountain pine forests in the briançonnais **195**

VANDERPOORTEN, A., KLEIN, J.-P. & DE ZUTTERE P.– Bryological characteristics of a forest partly disconnected from the Rhine : the Offendorf nature reserve (Alsace, France) **215**

ATTHIAS-BINCHE, F.– Phenotypic plasticity and polymorphisms in variable environments, some evolutionary consequences. The case of phoretic mites (Acarina) **225**

Thesis review **243**

Book reviews **249**

Source : MNHN